

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE FARMACIA

Departamento de Biología Vegetal II



TESIS DOCTORAL

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el sistema central.

Perspectivas frente al cambio global

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Alba Gutiérrez Girón

Directora

Rosario G. Gavilán García

Madrid, 2013

TESIS DOCTORAL

Estructura y funcionamiento de las comunidades
vegetales de la alta montaña mediterránea en el
Sistema Central.
Perspectivas frente al cambio global.

Alba Gutiérrez Girón





Estructura y funcionamiento de las comunidades
vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema
Central.
Perspectivas frente al cambio global.

Memoria presentada por **Alba Gutiérrez Girón** para optar al título de Doctora por la
Universidad Complutense de Madrid.

Directora de la tesis:

Dra. Rosario G. Gavilán García

Dpto. Biología Vegetal II
Facultad de Farmacia
Universidad Complutense de Madrid

La doctoranda

VºBº de la directora

Alba Gutiérrez Girón

Dra. Rosario G. Gavilán García

Madrid, septiembre 2012

A las personas que desobecen y sueñan

Agradecimientos

Esta tesis no podría haberse llevado a cabo sin la colaboración y el trabajo de un número considerable de personas:

Sin la determinación de Charo Gavilán por sacar adelante proyectos y financiación lo hubiera tenido difícil. Trabajar codo con codo, aprender con ella y disfrutar de su confianza y respeto ha sido un privilegio.

El personal técnico, administrativo y académico del departamento de Biología Vegetal II ha compartido su espacio y tiempo y han estado durante todo este tiempo disponibles para lo que necesitara. L@s doctorand@s, estudiantes de máster, y otr@s jóvenes investigador@s le han puesto color a la rutina y también han ayudado incondicionalmente en el trabajo.

Otros dos departamentos de la UPM han dedicado recursos y energías a este trabajo. Gracias al apoyo de Agustín Rubio, Beatriz Ortiz, Eugenio Díaz-Pinés, Remedios Cubillos, Paz Andrés, que trabajan en la Unidad Docente de Edafología Ecología y en el laboratorio de Operaciones Básicas, ambos de la ETSI de Montes de la UPM, pudimos realizar los análisis de suelos. También Marta Benito de la ETSI de Agrónomos puso cabeza en esto.

En el CIEMAT Susana Elvira y Viki Bermejo nos ayudaron con las medidas químicas foliares y con ellas además hemos compartido días de muestro.

En la UAM Isa Cabrera hizo posible el análisis SEM.

En Viena el equipo coordinador del proyecto GLORIA siempre ha estado disponible para resolver cuestiones técnicas y administrativas. El trato directo de Harald Pauli, Michael Gotffried, Christian Klettner y Sonya Laimer ha facilitado las cosas.

La estancia en Macquarie University fue un buen empujón para aprender de ecología funcional. Gracias a la confianza de Chris Lusk y al trato de l@s comañer@s del departamento mi estancia fue una experiencia plena.

En el trabajo de campo se han visto involucrados el equipo técnico del Parque Natural de Peñalara, en especial Jose Luis Izquierdo, con el que compartir un día de campo es un gustazo. Otros dos espacios protegidos han tenido que dar su permiso, el Parque Natural de la Cuenca Alta del Manzanares, y el Parque Regional de la Sierra de Gredos.

Y las trabajadoras de la Casa del Parque de Hoyos del Espino en la Sierra de Gredos, disponibles para ayudarnos siempre que han podido.

Compañer@s y amig@s también me han acompañado solidariamente en días de campo y han compartido caminatas y buenas vistas....Ele, Bea, Eugenio, Belén, Rocio, Laura, Chema, Guille.

Sin alumn@s universitari@s la financiación de mi trabajo no hubiera existido¹. Gracias a ell@s además se vence el ensimismamiento en minutos.

Pru Turner ha revisado pacientemente todos los manuscritos en inglés.

Los cuidados y apoyos de la familia y l@s amig@s han sido por supuesto imprescindibles. Gracias a mis padres y mi hermano por su amor incondicional y por enseñarme que es importante hacer lo que a una le gusta. A la familia de Guillermo por su cariño. A l@s amig@s por poder contar con ell@s y contar ell@s conmigo. También ha nutrido mi estómago, cabeza y afectos el BAH! SMV. Y gracias a Guillermo por su compromiso con los demás y por construir y disfrutar de un proyecto de vida en común conmigo.

Generaciones anteriores pelearon por cuidar de las montañas, conscientes de nuestra dependencia de estos espacios.

Por último es más que probable que nada de todo esto hubiera salido adelante sin personas que defiendan la educación y el conocimiento como un derecho para todas y no como un privilegio para unas pocas.

A tod@s vosotr@s, gracias.

¹ Esta tesis ha sido financiada gracias a una beca de Formación de Profesorado Universitario del Ministerio de Educación y al proyecto del Plan Nacional BIOALPI MICINN: CGL 2008-901/BOS.

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central. Perspectivas frente al cambio global.

CONTENIDOS

Resumen	1
1. Introducción	5
• Cambio global y sus efectos sobre la biosfera	5
• Ecosistemas de alta montaña frente al cambio global	6
• Los ecosistemas de la alta montaña mediterránea	9
• Estructura espacial y relaciones entre especies en comunidades vegetales de alta montaña	10
• Grupos funcionales de plantas y estrategias ecológicas	12
• Las comunidades microbianas del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña	14
• El Sistema Central como objeto de estudio	15
• Objetivos	23
2. Estructura espacial y relaciones interespecíficas	27
<i>Spatial patterns and interspecific relations in a Mediterranean high-mountain grassland</i>	
3. Estrategias funcionales y factores ambientales limitantes	51
<i>Plant functional strategies and environmental constraints in Mediterranean high-mountain grasslands in Central Spain</i>	
4. Efectos de la sequía estival en la comunidad microbiana del suelo	77
<i>Temporal microbial and plant biomass variation at the growing season in Mediterranean high-mountain dry grassland</i>	
5. Variaciones altitudinales en la descomposición de la materia orgánica del suelo	95
<i>Altitudinal shifts in soil organic matter decomposition in Mediterranean high-mountain soils: temperature sensitivity, carbon availability and vegetation effects</i>	
6. Discusión	115
• Variabilidad ambiental, relaciones entre factores ambientales y composición florística en comunidades de alta montaña mediterránea	115
• Estructura espacial y relaciones entre especies	117
• Estrategias funcionales y factores limitantes	118
• Funcionamiento de ecosistemas de alta montaña mediterránea: ecología de la comunidad microbiana y su relación con el ciclo del C	123
7. Conclusiones y perspectivas	129
• Conclusiones	129
• Perspectivas frente al cambio global	130
8. Referencias	135

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central. Perspectivas frente al cambio global.

Resumen

Antecedentes: Diferentes predicciones sitúan a los ecosistemas de la alta montaña mediterránea como regiones muy vulnerables a los procesos de cambio global. A pesar de que la diversidad vegetal de estos ecosistemas ha sido reconocida y estudiada desde hace décadas, su estructura y funcionamiento han sido poco estudiados. En un contexto de cambio global, que amenaza la existencia de los ecosistemas de alta montaña, es necesario profundizar en su conocimiento y recabar información sobre sus respuestas a los procesos de cambio.

Objetivos: En esta memoria doctoral nos hemos propuesto como objetivo general el estudio de la ecología de las comunidades de pastos de la alta montaña del Sistema Central, en particular, el estudio de la estructura espacial, ecología funcional de las comunidades vegetales y el ciclo del carbono (C). Para ello evaluamos el peso de los principales factores ambientales que determinan la composición florística y funcional de estas comunidades. También caracterizamos la estructura espacial de estas comunidades y evaluamos la importancia de las interacciones entre especies. Por otro lado identificamos las principales estrategias funcionales de las especies que componen estas comunidades. Finalmente, evaluamos los efectos de la sequía estival en la comunidad microbiana del suelo y estudiamos las variaciones altitudinales y los efectos de la vegetación en la descomposición de la materia orgánica.

Resultados y conclusiones: La composición de las comunidades vegetales en las cumbres del Sistema Central está determinada por factores climáticos, edáficos y por la intensidad de la perturbación por pastoreo. La incidencia de estas variables ambientales es modulada por la topografía. Los factores ambientales analizados están significativamente relacionados con la composición florística y funcional de las comunidades vegetales. El estudio de la estructura espacial de las comunidades vegetales sugiere que la estructura espacial está relacionada, a la escala de estudio, con la heterogeneidad ambiental. Además la distribución espacial de las especies muestra que en estas comunidades es más frecuente que las especies se asocien positivamente que se excluyan espacialmente.

La relación entre los factores ambientales y la composición funcional de la comunidad vegetal muestra la existencia de dos estrategias ecológicas de las plantas en la adquisición de recursos. Un conjunto de especies con caracteres funcionales que optimizan la conservación de los recursos e indican una mayor longevidad de las estructuras y otro conjunto de especies con caracteres funcionales que indican una adquisición de los recursos más rápida y unas estructuras vegetativas menos longevas. Las primeras ocupan los lugares más fríos y con suelos menos desarrollados, las segundas ocupan aquellos lugares más cálidos, con suelos más desarrollados pero también más secos en verano. En los lugares más secos en verano las plantas con

frecuencia poseen semillas grandes y reproducción vegetativa, lo que se ha interpretado como una estrategia para asegurar el establecimiento y mantenimiento frente a la sequía. Esta combinación de caracteres según las diferentes condiciones ambientales sugiere que la adquisición de recursos está fundamentalmente limitada por las bajas temperaturas mientras que la sequía estival supone un factor limitante para el establecimiento y mantenimiento de algunas especies.

En relación con el ciclo del C en estos ecosistemas el estudio de las variaciones temporales de la comunidad microbiana y su relación con la comunidad vegetal indican que el periodo de sequía determina un funcionamiento de estos ecosistemas diferente al descrito en regiones de alta montaña templada. La microbiota del suelo es resistente a la sequía estival y mantiene valores altos y relativamente constantes durante el verano. Interpretamos que la resistencia a la sequía de la comunidad microbiana puede ser un factor relevante en la conservación del C del suelo durante el verano. Finalmente observamos que la materia orgánica del suelo y las tasas de respiración microbiana disminuyen progresivamente con la altitud, mientras que la sensibilidad al incremento de la temperatura de la actividad microbiana aumenta con la altitud. Por otro lado las diferencias observadas entre comunidades de pastos y comunidades arbustivas indican que la matorralización de las comunidades de *Festuca curvifolia* podría incrementar el contenido de varias formas de C orgánico en el suelo. La acumulación de C orgánico en el suelo bajo el piornal es coherente con una menor tasa de respiración microbiana, que podría deberse a una mayor limitación de la fuente de C para la actividad microbiana. Este último apoya la hipótesis de que la biomasa aportada por los piornos al suelo podría ser más recalcitrante que la de los pastos de *Festuca curvifolia*.

1. Introducción

Introducción

Cambio global y sus efectos sobre la biosfera

Los procesos implicados en el cambio global son múltiples e interactivos. Tres son los factores determinantes del cambio global: incremento del CO₂ atmosférico, incremento en la fijación y deposición del nitrógeno (N) y cambio en el uso del suelo (Vitousek 1994). Una de las manifestaciones más evidentes del cambio global son las alteraciones climáticas como consecuencia del aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero desde la era preindustrial. Durante los últimos 100 años (desde 1906 a 2005) la tendencia de calentamiento de la superficie terrestre ha sido de 0,74 °C (IPCC 2007). Las tendencias de precipitación también han variado en los últimos 100 años, en particular las precipitaciones han disminuido en la región mediterránea, el Sahel, Sur de África y Sur de Asia, mientras que en otras regiones han aumentado (IPCC 2007). A los procesos de cambio climático hay que sumarle la alteración de ciclo de N y el cambio en el uso del suelo. Los cambios en el ciclo del N son tan drásticos que actualmente se fija más N por la actividad humana que mediante procesos naturales (Smil 1991; Vitousek et al. 1997). Por otro lado el cambio en el uso del suelo, es de los tres procesos el más heterogéneo en intensidad y naturaleza (Vitousek 1994). Se estima que la mitad de la superficie terrestre libre de hielo ha sido transformada por la actividad humana (Kates et al. 1990), que controla aproximadamente un tercio de la producción neta primaria terrestre (Chapin et al. 2000).

En términos generales los cambios climáticos afectan a la distribución y abundancia de las especies, al reciclado de nutrientes y la productividad de los ecosistemas. La alteración en la fijación y deposición de N tiene consecuencias en la productividad neta de los ecosistemas, y por tanto en la fijación de CO₂ (Vitousek et al. 1997; Gruber y Galloway 2008), pero también en la composición, estructura y riqueza de las biocenosis (Tilman 1987; Huenneke et al. 1990; Lilleskov et al. 2002). Los cambios en el uso del suelo determinan cambios rápidos en el funcionamiento y composición de los ecosistemas, contribuyen al cambio en los ciclos biogeoquímicos del carbono (C) y del N, y tienen también efectos locales y regionales sobre el clima (Vitousek et al. 1994).

A pesar de que a lo largo de la historia de la Tierra las condiciones climáticas y los ciclos biogeoquímicos han experimentado importantes variaciones, los procesos de cambio global que se produce actualmente como consecuencia de la actividad humana, suceden a una velocidad anormalmente grande (Gitay et al. 2001). Estos procesos de cambio global amenazan gravemente la biodiversidad en gran parte del planeta (Chapin et al. 2000; Sala et al. 2000) y las evidencias sobre cambios actuales en la biosfera son numerosas (Hughes 2000; IPCC 2007). Entre las respuesta al cambio global de los organismos se han detectado alteraciones en la

fenología de las especies, desajustes de las interacciones entre especies, desplazamientos altitudinales y latitudinales en sus área de distribución o incluso extinciones locales (Hughes 2000; Walther et al. 2002; Parmesan 2006). Sin embargo existe una gran incertidumbre sobre los impactos potenciales de estos cambios en los ecosistemas, puesto que la respuestas en la biosfera son sinérgicas (Chapin et al. 2000; Brook et al. 2008), lo que pueden determinar cambios en cascada en la biodiversidad, que alteren drásticamente la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Por otro lado no todas las especies ni los ecosistemas que constituyen son igualmente sensibles al cambio lo que condiciona los potenciales efectos del cambio global y determina la capacidad de respuesta a estos cambios.

Ecosistemas de alta montaña frente al cambio global

Se consideran ecosistemas de alta montaña o alpinos a aquellos que se desarrollan por encima del límite de árbol, es decir, por encima de una determinada altitud en la que las condiciones climáticas impiden el desarrollo de especies arbóreas. En estas áreas la vida vegetal está fuertemente constreñida o limitada por factores ambientales físicos (Körner y Larcher 1988). Uno de los factores ambientales físicos más importantes para la vida vegetal en estos ambientes son las bajas temperaturas. El frío además de producir daños por deshidratación o por congelación del agua en los tejidos de las plantas limita la energía disponible para el desarrollo y reproducción de las mismas. En latitudes extra-tropicales las bajas temperaturas también determinan que durante gran parte del año las precipitaciones sean en forma de nieve. La presencia de una capa de nieve más o menos prolongada en estos ambientes tiene diversas consecuencias para los organismos que allí habitan. La duración de la cobertura de nieve condiciona la duración del periodo vegetativo, la disponibilidad de agua en los meses de verano, el aislamiento de las bajas temperaturas del aire durante los periodos más fríos y también regula los ciclos biogeoquímicos (Billings y Bliss 1959; Kudo e Ito 1992; Brooks y Williams 1999; Löffler 2005; Björk et al. 2007; Edwards et al. 2007). Otros factores ambientales físicos que frecuentemente condicionan la vida vegetal en los ambientes de alta montaña son los fuertes vientos que desecan y dañan mecánicamente los órganos aéreos de las plantas y finalmente una intensa radiación lumínica que puede producir estrés térmico o daños por radiaciones ultravioletas en las plantas (Körner 2003). Estas condiciones ambientales determinan que muchas de las especies que allí habitan hayan desarrollado mecanismos particulares de especialización para sobrellevar estas condiciones ambientales. Este conjunto de especies son conocidas como especies alpinas u orófitos (especies vegetales de altitud) y representan un singular conjunto de seres vivos (Körner 2003). Igualmente las particularidades ambientales de estos ecosistemas determinan una organización de las comunidades vegetales y un funcionamiento de los ecosistemas particulares.

Bajo estas condiciones aparentemente adversas para la vida resulta llamativo que se mantengan algunos de los centros de biodiversidad más importantes del planeta (Väre et al. 2003; Spehn y Körner 2005) y que en algunas regiones como las templadas constituyan los principales centros de endemidad y riqueza de especies (Ozenda 2002). La biodiversidad en los ecosistemas de alta montaña está relacionada con la compresión de los gradientes climáticos, la diversidad de biotopos que existen en estas áreas (Figura 1.1) y también con el aislamiento geográfico y ambiental de estas regiones. (Körner 2003; Nagy y Grabherr 2009). Además son regiones que han sufrido transformaciones antrópicas menos intensas que las que han sucedido en otras áreas más accesibles y con climas menos rigurosos.

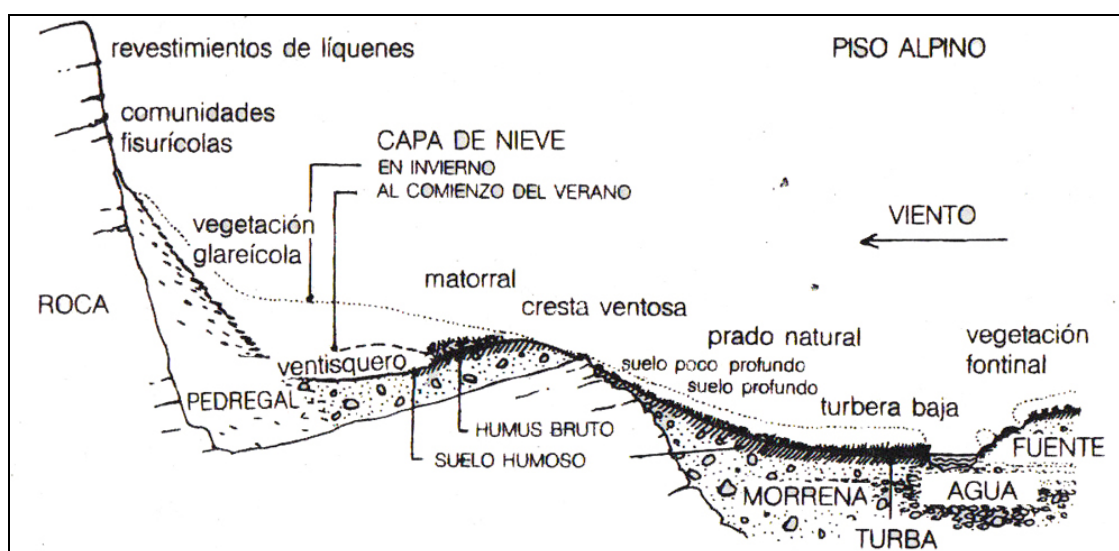


Figura 1.1. En los ecosistemas de alta montaña la topografía modula la incidencia de factores ambientales como la duración y espesor de la cobertura nival, exposición a vientos, insolación o desarrollo edáfico (Fisk et al. 1998; Brunn et al. 2006). La combinación de estos factores ambientales determina una gran diversidad de biotopos. Fuente Strasburger et al. (1994).

Las regiones de montaña proporcionan importantes servicios ambientales a la población humana. Aunque un 10 % de la población mundial habita en áreas de montaña se estima que hasta un 40% de la población mundial se beneficia de recursos generados en estas regiones (Körner 2003). Las comunidades vegetales de alta montaña contribuyen a la estabilidad de las laderas que determina la cantidad y calidad del agua disponible para importantes núcleos de población (Körner 2003). También proporciona una fuente de alimento importante para el ganado (Gil-Montero et al. 2009), especialmente relevante en aquellas regiones de clima mediterráneo y semiárido donde en los meses más secos escasean los pastos en las zonas de menor altitud (Halstead 1987; Browman 1990; Collantes 2009). La diversa flora de estos ecosistemas constituyen para países tan poblados como India o China una fuente importante de productos terapéuticos (Olsen y Larsen 2003). Por último en sociedades fuertemente industrializadas es cada vez más intenso el uso recreativo de estas áreas.

La vulnerabilidad de estos ecosistemas frente al cambio global es especialmente grande (Theurillat y Guisan 2001; Beniston 2003; Nogués-Bravo et al. 2007). Es esperable que el aumento de las temperaturas determine importantes cambios en estos ecosistemas puesto que desde su composición hasta su funcionamiento están fuertemente determinados por las condiciones térmicas. Un aumento de las temperaturas puede suponer una sustitución de aquellas especies especializadas en vivir en sitios fríos o largamente nevados por otras más competitivas nativas de ambientes algo más cálidos y con periodos de crecimiento más largo (Huntley 1991). La migración a áreas más frías de las especies alpinas está restringida por el lento crecimiento de muchas de ellas y también porque la migración altitudinal está limitada espacialmente a las cumbres más altas, por encima de las cuales no hay posibilidad de ascender en altitud. El calentamiento también puede alterar profundamente los ciclos biogeoquímicos de estos ecosistemas y, por tanto, su funcionamiento, además de retroalimentar positivamente las emisiones de CO₂ y los cambios en el ciclo del N. Por otro lado en el proceso actual de cambio global en el que la demanda de recursos y servicios ambientales es cada vez más intensa es probable que los ecosistemas de alta montaña sean afectados por cambios en el uso de estas áreas (Walker et al. 2001). Por último es importante mencionar que se espera que los cambios de uso en estos ecosistemas tengan consecuencias prolongadas en el tiempo debido a su escasa resiliencia (Spiegelberger et al. 2006).

Los cambios que se han observado hasta el momento en ecosistemas de alta montaña en relación con cambio climático incluyen cambios hidrológicos como la reducción de la extensión de los glaciares o la disminución de otros tipos de masas de agua (IPCC2007; Ruiz et al. 2008) y cambios en la distribución de las especies, tales como variaciones en sus rangos altitudinales (Pauli et al. 2007), aumento de la riqueza en comunidades vegetales (Klanderud y Birks 2003; Walther et al. 2005; Parolo y Rossi 2008), un incremento de la de la riqueza de especies termófilas (Gottfried et al. 2012) y desaparición local de especies orófilas (Pauli et al. 2012). También se ha detectado el avance altitudinal del límite de árbol en montañas de varios continentes (e.g. en Nueva Zelanda (Wardle y Coleman 1992), en la Cordillera Escandinava (Kullman 2003) o en los Andes (Feely et al. 2011). Sin embargo esta última tendencia podría estar, en algunos casos, también relacionada con la disminución de la presión ganadera y forestal (Nagy y Grabherr 2009). En particular en montañas de Europa los cambios en el uso del suelo ha supuesto una concentración de ganado en áreas pequeñas y el abandono de grandes extensiones de pastos en las últimas décadas (Loison et al. 2003).

La vulnerabilidad de los ecosistemas de alta montaña a los procesos de cambio global y, el hecho de que se distribuyan en todos los continentes y a latitudes muy diferentes, hacen que sean un interesante objeto de estudio para el seguimiento de efectos del cambio global sobre los ecosistemas. En la actualidad varias iniciativas científicas internacionales trabajan desde esta perspectiva, una de ellas es el proyecto Global Observation Research Initiative of Alpine

Environments (GLORIA) (Figura 1.2). Parte de los datos utilizados y discutidos en esta memoria de tesis son producto de la participación en el proyecto GLORIA, con cuyo protocolo (Pauli et al. 2004), establecimos un área de seguimiento permanente de la vegetación en el Sistema Central. Estas iniciativas permiten profundizar en el conocimiento ecológico de las áreas participantes y estudiar cambios en la biodiversidad a escala global (e.g. Pauli et al. 2012).

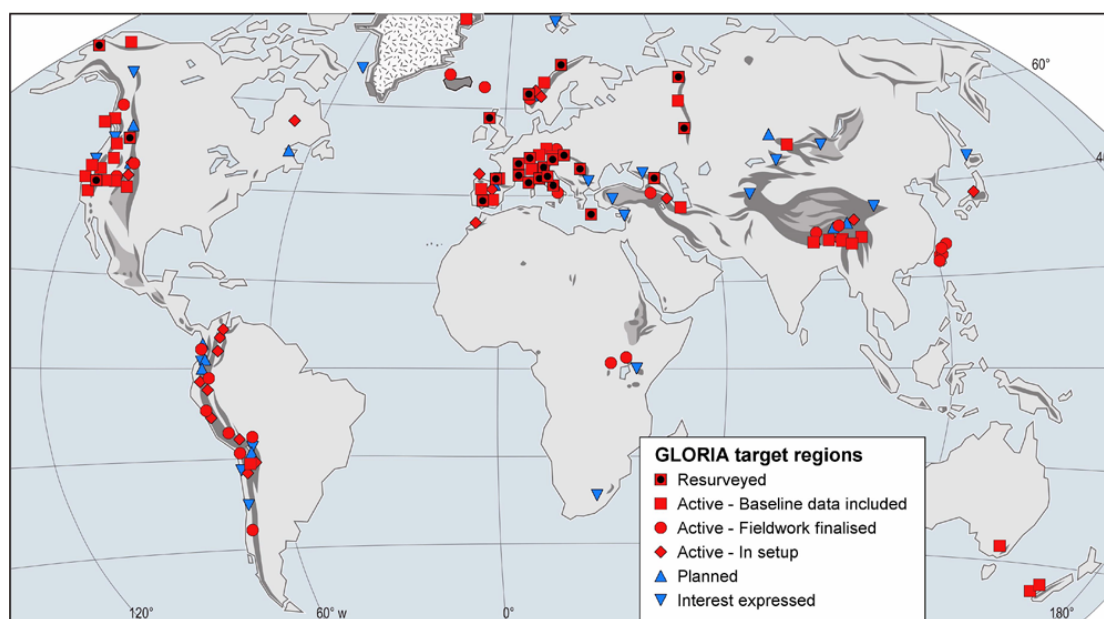


Figura 1.2. Áreas de seguimiento de la vegetación de alta montaña incluidas dentro del proyecto GLORIA. En www.gloria.ac.at

Los ecosistemas de alta montaña mediterránea: particularidades

Diferentes predicciones de cambio global, realizadas en los últimos años, sitúan a los ecosistemas de alta montaña mediterránea como regiones muy vulnerables a los procesos de cambio (Schröter et al. 2005; Nogués-Bravo et al. 2007; Engler et al. 2011). Esto se debe a que en la región Mediterránea se prevén un incremento de las temperaturas, de entre 3° y 3,5° C (IPCC 2007), al que habría que añadir un descenso de las precipitaciones (Mariotti et al. 2008), principalmente durante la primavera (del Río et al. 2011). En regiones templadas de alta montaña la duración del periodo vegetativo está determinada por la temperatura. Sin embargo en montañas mediterráneas, el agua es un factor limitante adicional y su escasez puede acortar la duración del periodo vegetativo en estos ecosistemas. En consonancia con esta limitación impuesta por la disponibilidad de agua se ha observado que la sequía estival condiciona el éxito reproductivo y la supervivencia de las plántulas de algunas especies de alta montaña mediterránea (Giménez-Benavides et al. 2007; García-Camacho y Escudero 2008). La reciente disminución de especies en cimas de montañas europeas mediterráneas observado por Pauli et

al. (2012) en un periodo de tiempo alarmantemente corto (entre 2001 y 2008), confirma la sensibilidad al cambio de los ecosistemas de alta montaña mediterránea.

En este contexto de cambio global que amenaza los ecosistemas de alta montaña mediterránea es necesario profundizar en el conocimiento sobre las respuestas de las especies frente al cambio global. Conscientes de esta necesidad en los últimos años varios trabajos han abordado la dinámica, estructura y diversidad funcional (Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004; Navarro et al. 2010) en comunidades vegetales de alta montaña mediterránea y han estudiado las estrategias reproductivas de algunas de la especies que habitan en estos ambientes (Giménez Benavides 2006; García Camacho 2009). Sin embargo la importancia de los factores ambientales en la estructura de las comunidades y su relación con el funcionamiento de estos ecosistemas han sido poco estudiadas. En particular a pesar de la singularidad de los hábitats de alta montaña mediterránea, las estrategias funcionales de las especies de estas comunidades y su relación con la variabilidad ambiental son poco conocidas. Igualmente se desconoce por completo el funcionamiento de estos ecosistemas en relación con los ciclos biogeoquímicos y la relevancia de la sequía estival y la composición de las comunidades vegetales en estos procesos.

Estructura espacial y relaciones entre especies en comunidades vegetales de alta montaña

La distribución espacial de los organismos, de los factores abióticos y de las interacciones ecológicas entre organismos tiene un papel fundamental en el mantenimiento de la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas (Tilman y Kareiva 1997). Por otro lado puesto que los procesos ecológicos ocurren en dimensiones espaciales definidas, el estudio de la estructura espacial es importante para entender dichos procesos. Si bien del estudio de la estructura espacial de una comunidad vegetal no podemos conocer qué procesos la determinan, sí que puede proporcionar información relevante acerca de la importancia de algunos factores abióticos y bióticos en su conformación.

En ambientes alpinos la vegetación frecuentemente se dispone formando pequeños parches de vegetación densa rodeados de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (Figura 1.3). Esta organización de la vegetación también es común en otros ecosistemas fuertemente limitados por factores abióticos como aquellos de regiones áridas y semi-áridas (Aguiar y Sala 1999). Las distribuciones parcheadas determinan una distribución heterogénea de los recursos (Aguiar y Sala 1999; Wikberg y Mucina 2002; Escudero et al. 2004) y pueden ser el resultado de varios factores como interacciones entre especies (Aguiar y Sala 1994; Kikvidze et al. 2005), distribución en mosaicos de microhábitats (Bell 2005) o procesos de dispersión y colonización de las plantas (Aguiar y Sala 1994; Seabloom et al. 2005).

La hipótesis de gradiente de estrés (stress-gradient hipótesis, SGH) formulada por Bertness y Callaway (1994) (ver Maestre et al. 2009 para matizaciones posteriores) propone que las relaciones de facilitación y competencia entre especies varían inversamente a lo largo de gradientes de estrés ambiental, siendo las relaciones de facilitación más frecuentes en situaciones de mayor estrés ambiental. En ecosistemas de alta montaña en concordancia con esta hipótesis se ha observado que las asociaciones positivas entre especies y los fenómenos de facilitación son relevantes en la estructura, el funcionamiento y dinámica en algunas comunidades vegetales de alta montaña (Choler et al. 2001; Kikvidze et al. 2005; Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004). Hay especies que por su morfología y estrategia vital son más susceptibles de ser plantas facilitadoras o nodrizas para otras especies vegetales. En particular aquellas que mejoran las condiciones ambientales en sus cercanías o reducen la incidencia de ciertas perturbaciones como, por ejemplo, la herbivoría. En ambientes alpinos frecuentemente las plantas almohadilladas o en cojín actúan como especies nodrizas o facilitadoras (Badano et al. 2002; Cavieres et al. 2002; Arroyo et al. 2003; Cavieres et al. 2006) (Figura 1.4). Sin embargo especies con otros biotipos también participan frecuentemente en asociaciones positivas (Kikvidze et al. 2005; Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004).



Figura 1.3. Imágenes de pastos de *Festuca curvifolia* con *Minuartia recurva* formando pequeños parches de vegetación en la Sierra de Guadarrama por encima de 2.200 m de altitud.

Una de las incertidumbres sobre posibles impactos de la pérdida de biodiversidad como consecuencia del cambio global está vinculada a los efectos de la alteración de las interacciones entre plantas (Klanderud 2005; Brooker 2006). Las interacciones entre especies pueden verse fuertemente modificadas en función de qué especies desaparezcan. Por otro lado, puesto que la relevancia de un tipo de interacciones u otro varía a lo largo de gradientes ambientales, el balance final de las interacciones entre especies puede ser alterado en tanto los factores ambientales sean modificados, como por ejemplo si se acentúa el estrés hídrico (Cavieres et al.

2006), con aumento de las perturbaciones por herbivoría (Callaway et al. 2005) o una mayor disponibilidad de nutrientes (Klanderud 2005). Por último en los extremos del gradiente de estrés la relación entre especies puede ser negativa cuando se igualan sus capacidades de competencia o tolerancia a un factor limitante determinado (Maestre et al. 2009), por lo que episodios extremos en la variación de factores ambientales, como una sequía prolongada o una ola de calor, pueden alterar fuertemente los fenómenos de facilitación.



Figura 1.4. Pulvánulo de *Minuartia recurva* con individuos de *Hieracium vahlii*, *Jurinea humilis* y *Festuca curvifolia* creciendo sobre éste. Sierra de Guadarrama, 2.300 m de altitud.

Grupos funcionales de plantas y estrategias ecológicas

En las comunidades vegetales podemos reconocer diferentes grupos de plantas, no necesariamente emparentadas filogenéticamente, que muestran una morfología, fenología, tipo de reproducción, etc., similares. Algunos de estos caracteres, son relevantes en la adquisición de recursos, en la reproducción o en la respuesta a perturbaciones y se conocen como caracteres funcionales. Entendemos por grupo funcional, a aquel conjunto de plantas que poseen caracteres funcionales similares y que responde de forma semejante frente a uno o varios factores ambientales, es decir que tienen la misma estrategia funcional o ecológica (Lavorel et al. 2007). La identificación de grupos funcionales o conjuntos de plantas con estrategias ecológicas similares y su relación con la variabilidad ambiental nos permite indagar en el funcionamiento de las especies de un ecosistema, identificar aquellas especies más vulnerables a procesos de cambio global e incluso predecir futuras variaciones en el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel y Garnier 2002).

Por otro lado, la identificación de grupos funcionales de plantas no es algo novedoso en ecología. A lo largo de la historia, desde la antigüedad, por ejemplo con la clasificación de Teofrasto, hasta nuestros días con clasificaciones funcionales ampliamente utilizadas como la de Raunkier (1934) o Grime (1979), han existido numerosas propuestas de clasificación de las plantas de acuerdo a su funcionamiento frente a uno o varios factores ambientales. En las últimas décadas, ante la necesidad de predecir respuestas en la biosfera frente al cambio global, se ha trabajado considerablemente en la propuesta de un conjunto de caracteres funcionales que sean informativos y comparables a escala global. Cornelissen et al. (2003) elaboraron una completa propuesta de caracteres funcionales, sus protocolos de medida y su relevancia funcional. A continuación resumiremos el significado de algunos de los caracteres funcionales más empleados.

Puesto que las hojas son el principal órgano de asimilación de las plantas, varios de los caracteres funcionales frecuentemente utilizados son caracteres foliares, como el contenido foliar de N, el área foliar específica -o su inverso, masa foliar específica -, vida media de la hoja y tamaño de la hoja. La masa foliar específica (LMA acrónimo anglosajón) está relacionada positivamente con la vida media de las hojas y con la resistencia mecánica de las hojas (Wright y Cannon 2001; Lusk et al. 2010). La relaciones entre LMA o el área foliar específica (SLA acrónimo anglosajón) y vida media de las hojas permite ajustar los costes de construcción y las tasas de asimilación de las hojas (Westoby et al. 2002; Shipley et al. 2006). Los parámetros SLA y contenido foliar de N son buenos predictores de la capacidad fotosintética de las hojas (Shipley et al. 2005). Valores altos de SLA optimizan la superficie fotoasimilable con respecto a la masa invertida. Mientras que valores altos de N foliar son indicativos de mayor contenido enzimático dedicado a la fotoasimilación. Los parámetros SLA y contenido foliar de N también están relacionados con la palatabilidad de las hojas para los herbívoros (Cornelissen 1999; Al Haj Khaled et al. 2006). Las hojas con valores altos de SLA y de N foliar suelen tener menor contenido en fibras y mayor contenido en proteínas y por tanto suelen ser preferidas por los herbívoros. Por otro lado el tamaño de la hoja afecta a la economía hídrica de las plantas, a las condiciones térmicas de las hojas (Parkhurst y Loucks 1972; Gates, 1980) y condiciona también la vulnerabilidad de las hojas a los daños mecánicos (Dolph y Dilcher 1980). Las hojas pequeñas sufren menos pérdidas de agua, se calientan menos y son menos vulnerables a los daños mecánicos; además, son menos costosas de producir (Niinemets et al. 2007) y se construyen más rápidamente (Moles y Westoby 2000). En general en aquellos ecosistemas poco productivos donde uno o más factores ambientales limitan la adquisición de recursos, las plantas con frecuencia poseen caracteres funcionales relacionados con una tasa lenta de asimilación de los recursos y longevidad de sus estructuras; mientras que en lugares favorables para el crecimiento la estrategia de las plantas es frecuentemente la contraria (Reich et al. 1999; Wilson 1999; Westoby et al. 2002).

Las plantas, además de garantizar durante su desarrollo una adquisición suficiente de recursos, han de asegurar su establecimiento y mantenimiento a lo largo del tiempo mediante la reproducción. Uno de los caracteres relacionados con la dispersión y el éxito en el establecimiento de las plantas es el tamaño de la semilla (Westoby 1998; Westoby et al. 2002). Las plantas con semillas pequeñas suelen producir mayor número de semillas (Westoby et al. 2002), pero como contrapartida las semillas pequeñas suelen producir plántulas de menor tamaño cuya supervivencia con frecuencia es menor (Moles y Westoby 2004). El tamaño de la semilla también se relaciona con su distancia de dispersión (Welling et al. 2005) o con la permanencia en el banco de semillas (Chambers et al. 1991). Por otro lado la reproducción vegetativa garantiza el establecimiento y mantenimiento de los individuos bajo condiciones que limitan la reproducción sexual.

Los caracteres de las plantas relacionados con respuestas a las perturbaciones son muy diversos debido a la naturaleza variada de las perturbaciones. Caracteres como tipo de reproducción sexual, el tamaño de la semilla, tamaño o dispersión lateral de la planta suelen estar relacionados con respuestas frente a las perturbaciones (Díaz et al. 2007).

Las comunidades microbianas del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña

Con frecuencia en los ecosistemas terrestres los procesos que suceden en la superficie y los que suceden en el suelo han sido estudiados por separado. Sin embargo, ambos componentes de los ecosistemas son interdependientes y sus relaciones determinan el funcionamiento y propiedades de los ecosistemas (Wardle et al. 2004). Las plantas producen el C orgánico necesario para los microorganismos del suelo (hongos y bacterias fundamentalmente). Mientras que los microorganismos alteran y mineralizan la materia orgánica vegetal e indirectamente afectan a la productividad y composición de las comunidades vegetales al condicionar la tasa de renovación de nutrientes en el suelo. En un contexto de cambio global el papel de la microbiota del suelo en el reciclado de la materia orgánica es trascendental. Los suelos constituyen uno de los principales reservorios de C del planeta. Se estima que el C orgánico del suelo representa aproximadamente el doble del C que se acumula en la atmósfera y en la vegetación terrestre (Schimel 1995). Un incremento de las temperaturas o cambios en la composición de las comunidades vegetales puede tener efectos en la actividad microbiana y, por tanto en la mineralización de la materia orgánica del suelo y retroalimentar positivamente el incremento de las concentraciones de CO₂ atmosférico (Davidson y Janssens 2006).

En contra de lo que podríamos esperar en ambientes aparentemente hostiles para la vida, como son los ecosistemas de alta montaña, las comunidades microbianas en los suelos de ecosistemas alpinos son muy abundantes y muestra una llamativa diversidad genética y

funcional (Lipson et al. 2002; Nemergut et al. 2005; Lipson 2007). Debido a las condiciones tan cambiantes que se dan en los ecosistemas de alta montaña de una estación a otra las comunidades microbianas en estos suelos muestran variaciones importantes en su abundancia, composición y funcionamiento en periodos de tiempo muy cortos (Wardle 1998). Durante el invierno y comienzo de la primavera los cambios en las comunidades microbianas están relacionados con la existencia de una capa de nieve, con ciclos de helada y deshielo del suelo, con la disponibilidad de fuentes de C y N. Durante el verano los cambios en la comunidad microbiana se han relacionado con procesos de interacción con las plantas, en particular con procesos de partición y competencia por los nutrientes y cambios en la disponibilidad de fuentes de C mediado por las plantas a través de exudados radiculares o calidad de la hojarasca (Bardgett et al. 2005). No obstante, en ecosistemas mediterráneos la humedad de suelo disminuye drásticamente durante el verano y es de esperar que la disponibilidad de agua en el suelo determine una dinámica de las comunidades microbianas diferente durante este periodo. Se ha comprobado que la disponibilidad de agua determina fuertemente la actividad de la microbiota edáfica en ecosistemas mediterráneos (Reichstein et al. 2002; Rey et al. 2002); sin embargo, se desconoce si los periodos de sequía afectan a la abundancia de las comunidades microbianas y cómo modula la falta de agua el reciclado de la materia orgánica en suelos de alta montaña mediterránea. Igualmente, se desconoce cómo afecta la temperatura y la composición de la comunidad vegetal a la descomposición de la materia orgánica del suelo en la alta montaña mediterránea.

El Sistema Central como objeto de estudio

El área de estudio de esta memoria doctoral incluye localidades situadas en la Sierra de Gredos y en la Sierra de Guadarrama. Estas áreas montañosas conforman junto con Serra d'Estrella, Sierra de Béjar y Sierra de Ayllón, el Sistema Central, cordillera que se dispone en dirección SW-NE y que separa las dos submesetas de la Península Ibérica. Las cimas más altas en estas sierras son el Pico Almanzor (2.592 m de altitud) en la Sierra de Gredos y el pico Peñalara (2.492 m de altitud) en la Sierra de Guadarrama. Las localidades muestreadas se incluyen en tres áreas protegidas: el Parque Natural de Peñalara y el Parque Natural de la Cuenca Alta del Manzanares, en la Sierra de Guadarrama; y el Parque Regional de la Sierra de Gredos en Ávila.

Relieve

Las sierras de Gredos y Guadarrama están constituidas por bloques tectónicos paleozoicos originados durante la orogenia Hercínica (350-250 m.a.), que fueron posteriormente afectados por la orogenia Alpina (40-10 m.a.) en el Terciario (Mayo 2002). Durante el Pleistoceno (2 m.a. -10.000 años), bajo periodos climáticos más fríos, en las zonas más elevadas de ambas sierras, los procesos geomorfológicos de glaciario y periglaciario, generaron relieves escarpados, valles y circos glaciares en el macizo central de la Sierra de Gredos y el en Macizo de Peñalara en la Sierra de Guadarrama (Dorado 2002) (Figuras 1.5 y 1.6). En las áreas periféricas, sin embargo, se conservaron relieves suaves con cuerdas llanas y relativamente anchas remanentes de la superficie de erosión pre-Alpina (Dorado 2002) (Figura 1.7). Gneis y granitos constituyen la litología dominante en estas dos sierras.

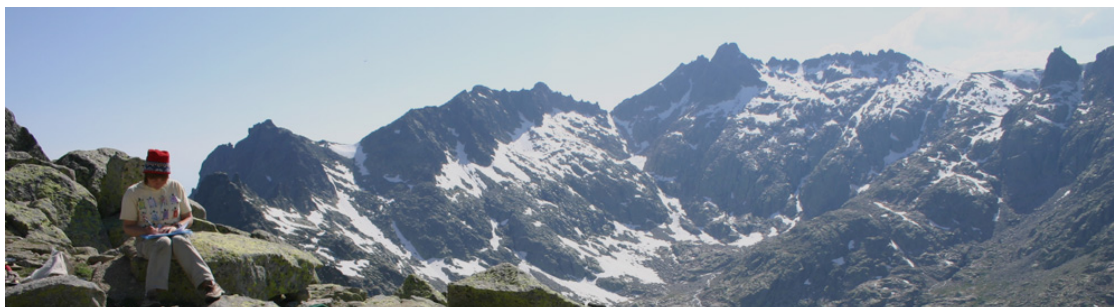


Figura 1.5. Imagen del relieve accidentado del Circo de la Laguna Grande de Gredos.



Figura 1.6. Vista de la ladera noreste de los Altos del Morezón (2.380 m de altitud) desde el Prado de las Pozas en la Sierra de Gredos en la que se aprecia el modelado glaciar de la ladera.



Figura 1.7. Imagen de Cuerda Larga desde Cabeza Mayor en la Sierra de Guadarrama; ejemplo de cuerda de suave relieve en el Sistema Central.

Clima

Existen pocas estaciones meteorológicas en el Sistema Central y la mayoría están situadas en localidades de menor altitud, por lo que el conocimiento del clima de las localidades de estudio es limitado. En la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada (Sierra de Guadarrama), situada a 1.890 m de altitud la temperatura media anual es de 6 °C. La precipitación anual es de 1.350 mm con un periodo de escasas precipitaciones entre los meses de mayo a octubre en los que las precipitaciones no superan el 10 % del total anual (Figura 1.8). En la Sierra de Guadarrama durante los meses de verano a 2.150 m de altitud la humedad del suelo alcanza valores por debajo de 5 % y 10 % (contenido de agua en peso g g^{-1}) durante los meses de agosto y septiembre, respectivamente. En la Sierra de Gredos la temperatura media anual estimada es 3,5 °C a 2.000 m de altitud y la precipitación total anual estimada es de 2.000 mm a 2.000 m de altitud (Palacios et al. 2003). Existe un gradiente de humedad y continentalidad entre ambas sierras que determina precipitaciones más abundantes en la Sierra de Gredos. Por encima de los 2.100 m de altitud la cobertura de nieve puede permanecer menos de 40 días en las situaciones más expuestas a más de 220 días en aquellos lugares más resguardados de los vientos (Muñoz et al. 1995; Palacios et al. 2003). Las diferencias entre años del espesor y duración de la cobertura de nieve son importantes, debido a la variabilidad interanual de las precipitaciones en la región Mediterránea.

Diferentes trabajos realizados en el sistema Central muestran tendencias de cambio en los parámetros climáticos en las últimas décadas. En la Sierra de Gredos el análisis de depósitos de quironómidos en lagunas de alta montaña indica un incremento de las temperatura durante el siglo XX (Granados y Toro, 2000). En la Sierra de Guadarrama el análisis de datos climáticos entre 1956 y 2001 muestra una tendencia de aumento de las temperaturas, especialmente llamativo para la temperatura media del invierno y una reducción en la duración de la cobertura de nieve (Muñoz y García-Romero, 2004).

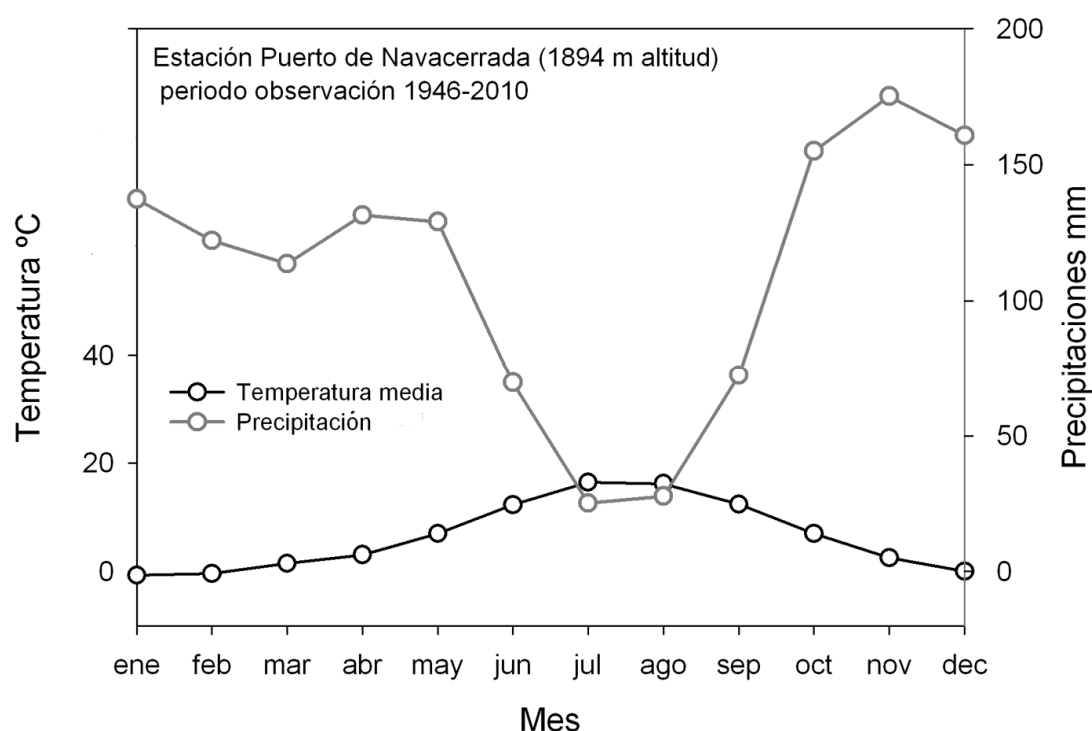


Figura 1.8. Curvas de temperatura y precipitaciones de la estación meteorológica situada en el Puerto de Navacerra (Sierra de Guadarrama).

Vegetación

Las comunidades vegetales del área de estudio están constituidas por una flora fundamentalmente acidófila y que refleja influencias biogeográficas atlánticas y mediterráneas. Sin embargo existen diferencias florísticas entre las sierras de Gredos y Guadarrama por lo que se incluyen en sectores corológicos diferentes (Sector Bejarano-Gredense y Sector Guadarrámico, respectivamente). En la Sierra de Guadarrama el límite de árbol se localiza entre los 1.900 y 2.000 m. En la Sierra de Gredos la vegetación forestal ha sido fuertemente alterada debido al pastoreo y el fuego (López-Merino et al. 2009) y las comunidades arbustivas de sustitución han sido favorecidas, por lo que es difícil reconocer en el paisaje vegetal una línea

de límite de árbol determinado por condiciones climáticas. Por este motivo empleamos para la descripción de la vegetación del área de estudio los pisos bioclimáticos definidos por Rivas Martínez (1987). Una descripción más exhaustiva de la que hacemos a continuación puede encontrarse en las siguientes obras: (Rivas-Martínez 1963; Rivas-Martínez et al. 1990; Fernández-González 1991; Sardinero 2004). El nombre completo de las especies, incluyendo los autores, puede ser consultado en los anexos de los Capítulos 2 y 3.

En el piso oromediterráneo que incluye áreas entre 1.800 a 2.200 m de altitud la vegetación está dominada por formaciones arbustivas de enebros (*Avenello ibericae-Juniperetum nanae* Rivas-Martínez et al. 2002) y piorno serrano (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* R. Tx et Oberdofer 1958 corr. Rivas-Mart. 1963) en la Sierra de Guadarrama (Figura 1.9) y de piornales de piorno serrano y cambriones (*Cytiso oromediterranei-Echinopartetum barnadesii* Rivas-Martínez 1963) en la Sierra de Gredos (Figura 1.10). En los claros de estas comunidades se desarrollan pastos dominados por *Deschampsia flexuosa* y, en la sierra de Guadarrama también es abundante *Festuca curvifolia*.

En el piso crioromediterráneo, que ocupa las zonas más altas por encima de 2.200-2.300 m de altitud, en lugares expuestos donde la cobertura de nieve es intermitente durante el invierno y se derrite pronto en primavera, la vegetación potencial son los pastos psicroxerófilos (psicro = frío y xero = seco) de *Hieracio myriadeni-Festucetum curvifoliae* Rivas-Martínez et al. 1964 y *Agrostio rupestri-Minuartetum recurvae* Rivas-Martínez 1963 (= *Sileno-Jasionetum centralis* Luceño y Vargas 1986) en la Sierra de Guadarrama y en la Sierra de Gredos, respectivamente. Estas comunidades crioromediterráneas también reciben el nombre de pastos amacollados porque están formadas por especies de gramíneas perennes cespitosas y por plantas leñosas de baja estatura y porte almohadillado o reptante. La vegetación es rala y frecuentemente se dispone en pequeños parches de vegetación (Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004) que en ocasiones pueden adquirir formas muy características como las gradillas o guirnaldas que forma *Festuca curvifolia* (Figura 1.11). En la Sierra de Guadarrama la fisionomía de estas comunidades es la de un pasto ralo. En la Sierra de Gredos los parches de vegetación están dominados por especies leñosas y almohadilladas, y las especies gramíneas suelen ocupar de forma dispersa los espacios entre parches. En el verano estos pastos amacollados se agostan y permanecen secos durante parte del verano (Figura 1.12). Estas comunidades son ricas en oroendemismos mediterráneos algunas de ellos exclusivos del Sistema Central como *Dianthus gredensis*, *Erysimum penyalrensis*, *Armeria ceaspitosa* o *A. biguerrensis*. Otro conjunto singular en estos pastos son especies endémicas de las montañas ibéricas como *Festuca curvifolia*, *Luzula hispanica*, *Senecio boissieri* o *Sedum candollei*. Por último en estas comunidades encontramos también especies con su óptimo en montañas templadas como *Phyteuma hemisphaerica*, algunas de las cuales alcanzan en estas montañas su límite meridional como *Silene ciliata* o *Minuartia recurva*.

En ambos pisos bioclimáticos, en aquellos lugares con mayor humedad edáfica, se desarrollan comunidades de cervuno (*Nardus stricta*) que constituyen pastos densos y compactos en las zonas más bajas. En las zonas más altas se asocian a coberturas de nieve algo más prolongadas y se conocen como cervunales quionófilos (afinidad por la nieve), en los que es frecuente encontrar otras especies higrófilas (afinidad por la humedad) como *Festuca iberica* o *Campanula herminii*, que dan el nombre fitosociológico de la comunidad *Campanulo herminii-Festucetum ibericae* Rivas-Martínez 1964.

Existen evidencias de cambio en la vegetación de estas áreas, en particular en la Sierra de Guadarrama se ha detectado en los últimos 50 años un incremento de la vegetación arbustiva de alta montaña (matorralización) en consonancia con un aumento de las temperaturas y la disminución en la duración de la cobertura de nieve (Muñoz y García-Romero 2004; Sáenz-Elorza et al. 2003; García-Romero y Muñoz 2010).



Figura 1.9. Piornales y enebrales en la Sierra de Guadarrama 2.100 m de altitud.



Figura 1.10. Piornal con *Echinopartium barnadesii* en la Sierra de Gredos, 2.200 m de altitud.



Figura 1.11. Pastos piscroxerófilo de *Festuca curvifolia* con aspecto característico en graderío en la Sierra de Guadarrama, 2.300 m de altitud.



Figura 1.12. Aspecto de la vegetación a mediados de junio (imagen izquierda) y a comienzos de septiembre (imagen derecha) en la Sierra de Guadarrama. Vista de la Bola del Mundo (2.200 m de altitud) desde la Maliciosa.

La perturbación antrópica de estas áreas ha estado tradicionalmente vinculada a un aprovechamiento extensivo por pastoreo en los meses de verano. Los cervunales constituyen las comunidades de interés pascícola más importantes de estas áreas y son pastados actualmente por ganado vacuno de razas autóctonas (San Miguel 2001). Los pastos de *Festuca curvifolia* o jogolares, a pesar de su baja productividad y su baja palatabilidad, también han constituido una fuente de alimento para el ganado, que tradicionalmente se han pastoreado por ovino (San Miguel 2001). Existen además poblaciones de cabra montesa (*Capra pyrenaica* Schinz), más importantes en la Sierra de Gredos, que en verano se alimenta principalmente en los pastos de cervuno y en los piornales. En los últimos años han aumentado el uso de estas áreas para la práctica de deportes de invierno y senderismo. En el caso de la Sierra de Guadarrama ha supuesto un aumento de las instalaciones para el esquí y la destrucción de la vegetación de piornal en las nuevas áreas dedicadas a esta actividad. Por su singularidad florística y ecológica y su reducida extensión, todas estas comunidades vegetales se encuentran recogidas en la Directiva Hábitat de la Unión Europea (Directiva 92/43/CEE).

Objetivos

El objetivo general de esta memoria doctoral ha sido profundizar en el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña en el Sistema Central. Este objetivo general se trabajó en dos niveles de organización: i) comunidades vegetales, al que se han dedicado los capítulos 2 y 3; y ii) sistema suelo-planta, en el que se integra la relación entre los factores climáticos, la comunidad vegetal y el sistema edáfico, al que se han dedicado los capítulos 4 y 5. En el primer nivel de organización estudiamos la estructura de la comunidad vegetal y las estrategias ecológicas dentro de la comunidad vegetal. A través del segundo nivel de organización pudimos abordar el funcionamiento de estos ecosistemas y en particular cambios temporales y altitudinales en el ciclo del C. Del planteamiento de estas cuestiones esperábamos obtener información relevante para valorar la vulnerabilidad frente al cambio global de estas comunidades y las posibles consecuencias del cambio global en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña mediterránea.

Los objetivos específicos que nos planteamos fueron los siguientes:

- Identificar y cuantificar el peso de los factores ambientales que determinan la diversidad vegetal y la composición de las comunidades de pastos de alta montaña en el Sistema Central (Capítulos 2 y 3).
- Caracterizar la estructura espacial de estas comunidades vegetales (Capítulo 2).
- Evaluar la importancia de las asociaciones positivas y negativas entre especies e identificar aquellas especies que más frecuentemente participan en estas asociaciones en los pastos de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 2).
- Caracterizar la diversidad funcional de las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 3).
- Detectar las relaciones entre la variabilidad ambiental y la composición funcional de las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 3).
- Estudiar las estrategias funcionales de las plantas de estas comunidades (Capítulo 3).

- Evaluar la importancia de las condiciones térmicas y la disponibilidad de agua como factores limitantes para las especies vegetales de estas comunidades vegetales (Capítulo 3).
- Estudiar el efecto de la sequía estival en la dinámica de C en relación con cambios temporales en las comunidades microbianas del suelo y cambios en la biomasa área y subterránea de pastos de *Festuca curvifolia* durante el periodo vegetativo (Capítulo 4).
- Estudiar los efectos del incremento de temperatura y de la disponibilidad de una fuente de C fácilmente asimilable en la descomposición de la materia orgánica del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en ecosistemas de pastos de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 5).
- Estudiar los efectos de la vegetación en la descomposición de la materia orgánica del suelo comparando las diferencias entre pastizales de *Festuca curvifolia* y comunidades arbustivas de *Cytisus oromediterraneus* (Capítulo 5).

2. Estructura espacial y relaciones interespecíficas

Publicación derivada de éste capítulo

Spatial patterns and interspecific relations analysis help to better understand species distribution patterns in a Mediterranean high mountain grassland

A. GUTIÉRREZ GIRÓN, R.G. GAVILÁN

Plant Ecology 210:137-151 (2010)

Patrones espaciales y relaciones interespecíficas en pastos de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central.

Resumen

Antecedentes y objetivos: El estudio de la estructura espacial de las comunidades vegetales puede proporcionar información acerca de la importancia de algunos factores abióticos y bióticos en su conformación. El objetivo de este trabajo fue estudiar los patrones de distribución espacial de las especies para detectar los principales factores ambientales relacionados la estructura de los pastos de alta montaña Mediterránea.

Métodos: Muestreamos la vegetación en cuatro cimas de la Sierra de Guadarrama utilizando el protocolo del proyecto GLORIA. Los datos recogidos en dos de estas cimas fueron empleados para analizar la estructura espacial, las relaciones interespecíficas e identificar las relaciones entre la comunidad vegetal y los factores ambientales. Para el análisis de los patrones espaciales se empleó el programa SADIE basado en el cálculo de índices de distancia. Las asociaciones positivas o negativas entre las especies fueron analizadas mediante el test de Pearson. Para valorar la relación entre composición florística y los factores ambientales se realizaron ordenaciones multivariantes.

Resultados: Los resultados muestran que las especies de caméfitos y los orófitos fueron más abundantes en los sitios menos perturbados por herbivoría mientras que las especies de hemicriptófitos cespitosos y briófitos fueron más abundantes en aquellos lugares más perturbados. Se observó mayor heterogeneidad espacial en las exposiciones norte y este, relacionado con una mayor rigurosidad climática en el primer caso y una mayor perturbación por herbivoría en el segundo. Algunas de las especies mostraron de forma frecuente una distribución agregada, y ello podría estar relacionado con procesos de facilitación ya que todas participaban en asociaciones positivas. Por otro lado el número de asociaciones positivas fue más frecuente que el de asociaciones negativas, en todas las exposiciones. Las asociaciones positivas observadas se establecieron tanto entre especie de biotipos diferentes, como entre especies que comparten un mismo microhábitat.

Conclusiones: Los patrones estudiados son relevantes para un mejor conocimiento de las amenazas para la biodiversidad de las comunidades de alta montaña frente a procesos de cambio global.

Spatial patterns and interspecific relations in a Mediterranean high-mountain grassland.

Abstract

Background and aims: The study of the spatial patterns of plant communities may provide useful information about the main abiotic and biotic factors that contribute to structure the communities. The aim of this study is to investigate distribution patterns of species occurring at definite spatial scales and to address the main ecological factors that structure a Mediterranean high mountain grassland community.

Methods: Following the protocols of the GLORIA long-term study, four summits were sampled during the year 2006 and 2007 in Sierra de Guadarrama (Spain). The data recorded on two of those summits were analyzed for spatial pattern of species, interspecific associations and environmental relationships were determined from the recorded data. This was done by multivariate analyses (ordinations), SADIE analyses (distance indices) and Pearson χ^2 test, respectively.

Results: High mountain species and chamaephyte species were more abundant in less disturbed situations while caespitose hemicryptophyte species and mosses were more abundant in disturbed ones. Higher spatial heterogeneity was detected on northern and eastern slopes, which could be related to the increased environmental severity of northern exposures and to the greater intensity of the disturbances on eastern exposures. The frequent aggregated distribution of a few species may be related to facilitation processes due to their frequent participation in positive interactions. Finally we observed that positive pairwise associations of species were more frequent than negative associations.

Conclusions: The relevance of the studied relationships lied in a better understanding of those threats on high mountain biodiversity induced by climate warming.

Introduction

High mountain ecosystems are determined by low temperature conditions (Körner and Larcher, 1988) and considered to be sensitive to global warming (Körner 2003). This assumption is beginning to be supported by observational studies of the responses of alpine species to climate warming. Evidence includes rising altitudinal limits and a decline of some species (Grabherr et al. 1994; Walther et al. 2005; Pauli et al. 2007). Future possible responses such as changes in plant community patterns through rearrangement of the species composition and local niche filling have been also suggested by Grabherr et al. 1995.

Between 1972 and 2000, the duration of the snow-free period in high-latitude and high-elevation land areas in the Northern Hemisphere has increased by five to six days per decade in (Dye 2002), and the rate of warming is projected to be two to three times higher than recorded during the 20th century (Nogués-Bravo et al. 2007). In the Iberian Peninsula, climatological studies show a 1.6°C increment in annual mean temperature and greater warming in summer (2°C) than in winter (1.4°C) (Trenberth et al. 2007). In addition, a change in rainfall patterns has been predicted which would cause greater drought periods in this area (Trenberth et al. 2007). The effects of global climate change on the organism and on the communities they make up are still not well known, but alpine areas can provide an ideal natural laboratory for ecological research into climate impact, as they are fragile environments where biodiversity losses may be considerable due to the high degree of endemism and the spatially limited distribution area of many high mountain species (Theurillat and Guisan 2001; Pauli et al. 2003). Long-term studies are still not common, making it necessary to quantify and monitor current changes. Since 2001, the GLORIA initiative has been building a long-term observation network of high-mountain plant communities to check spatial and temporal changes and to assess the possible responses of species and vegetation under climate change conditions. There are now over 50 teams working under a common protocol in the main mountain ranges in both hemispheres.

High-mountain plant communities show a high species turnover along topographical gradients (Billings and Bliss 1959; Kudo and Ito 1992; Choler 2005; Bruun et al. 2006). These gradients correspond to two major factors: (i) windiness, which affects snow cover and evapotranspiration; and (ii) the depth of snow and its melt time, which determines the length of the growing season (Bliss 1971). The two end-points of this gradient, snowbeds and wind-blown sites, represent extreme conditions determined by length of growing season, winter temperatures, mechanical stress of above- and below-ground parts, water availability and nutrient supply (Billings and Bliss 1959; Bliss 1971; Körner 2003 Björk and Molau 2007). The resulting steep environmental gradients cause sharp floristic and vegetational responses (Johnson and Billings 1962). Environmental conditions, moreover, determine the importance of positive biotic interactions which, according to the hypothesis of stress gradient, are predictably

greater under harsh environmental conditions (Bertness and Callaway 1994). These biotic interactions drive different spatial patterns (Perry et al. 2002; Kikvidze et al. 2005) and lead important ecological processes that play a role in explaining the spatial heterogeneity observed in high mountain environments.

In constraining environments, as are high mountain areas, positive plant interactions have been shown to be at least as important as competitive ones (Callaway et al. 2002, Cavieres et al. 2002, Kikvidze et al. 2005). One of the most commonly-used approaches to assess the frequency of positive interaction in these stressful habitat conditions is the study of spatial association between species (Callaway 1995; Fajardo et al. 2008). Positive association (i.e. co-occurrence) appears to be a good tool for detecting potential nurse effect (Tewksbury and Lloyd 2001), and may be a main features structuring communities (Lortie et al. 2004).

The aim of this study is to investigate the patterns occurring at definite spatial scales which structure these plant communities in Sierra de Guadarrama. We used base-line data from monitoring plots of the GLORIA Initiative (Global Observation Research Initiative in Alpine Environments) seted up in 2006 and 2007. We focus our questions on three ecological organisation levels. First, we deal with multivariate environmental relationships on the level of plant communities; we then compare the spatial patterns of species and under the different environmental conditions detected; and finally we describe the most frequent paired associations between species.

Materials and Methods

Study area and vegetation

The Sierra de Guadarrama is part of Sistema Central, an east-west running mountain range in the middle of the Iberian Peninsula in the north of the province of Madrid. Its highest summit is the Peñalara peak (2448 m.a.s.l.). The Sierra de Guadarrama range has a particular geomorphology formed by a long-lasting erosion process that has created gentle slopes and open valleys. The dominant outcropping materials are plutonic and metamorphic siliceous rocks (granites and gneiss).

There are no weather stations within the alpine zone, but it has been estimated that mean annual temperatures are between 2 and 4 °C, with mean maximum and minimum temperature of the coldest month of -3 to 1 °C and -9 to -6 °C, respectively. At the nearest weather station, situated in the Navacerrada pass (1890 m.a.s.l.), mean annual precipitation is 1330 mm, with a slightly dry period from May to October with less than 10% of the total annual rainfall (Rivas Martínez et al. 1990). Snow covers the area in winter, melting at the end of May. However, as it is a typical Mediterranean territory, rainfall is variable enough to influence the snow cover.

The timber line is located between 1900-2000 m.a.s.l. Above this limit the oro-Mediterranean belt (Rivas-Martínez 1987) is dominated by shrub communities of *Cytisus oromediterraneus* (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei*) and *Juniperus communis* subsp. *alpina* (*Avenello ibericae-Juniperetum nanae*). In the highest areas —above 2200-2300 m.a.s.l.— in the cryoromediterranean belt (Rivas Martínez 1987), the potential natural vegetation in snow-free zones, on windblown slopes and crests is a psychroxerophilous grassland of *Hieracio myridadeni-Festucetum curvifoliae*). This plant community is a dry, perennial and short pasture with several creeping and cushion chameophytes and caespituous grasses. This grassland is endemic in the highest alpine areas of the Sierra de Guadarrama, usually covering the uppermost areas, which are rich in orophilous endemic species such as *Festuca curvifolia*, *Jasione crispa* subsp. *centralis*, *Hieracium vahlii* subsp. *myriadenum* or *Erysimum penyalarensis* (Rivas Martínez et al. 1990). In areas where the snow remains longer, the vegetation is *Nardus* grasslands. Plant communities in rupicolous habitats, also common in high-mountain environments, are *Digitali-Senecionetum carpetani* and *Saxifragetum willkomianae*, and in scree and bolder field habitats *Cryptogrammo-Dryopteridetum oreadis*.

Although there is little anthropogenic disturbance in these areas, there is still some cattle grazing activity, as well as skiing and other mountain sports.

Sampling

The sampling of the four summits was carried out in summer 2006 and 2007 following the method described in detail in Pauli et al. (2004). Four summits were chosen in the Sierra de Guadarrama (Table 2.1): Peñas de la Barranca, Las Guarramillas, Hermana Menor and Valdemartín. On every summit, four quadrats of 3x3m (16 plots) were set at 5 m below the peak following the four cardinal points. In each of these, four 1x1m plots were sampled (64 subplots). These plots were arranged in the corners of the 3x3m grid (hereafter termed as plot cluster). The variables slope, percentage cover of vascular plants, bryophytes, lichens, litter, rock, scree, and bare ground were recorded in each plot. Plots were subdivided into 100 cells of 10x10 cm, a scale commonly used in alpine species interactions studies (e.g. Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; Kikvidze et al. 2005; Dullinger et al. 2007). The frequency occurrence of every vascular, lichen and bryophyte species was recorded in 100 cells in each plot (6400 cells). Complete names of taxa and their frequency are listed in the appendix 2.1. The frequency of clipped plant shoots and leaves in 100 cells per plot was recorded to measure grazing impact.

For the nomenclature of taxa we referred to Castroviejo et al. (1986-2008) and Tutin et al. (1964-1980); for the moss species to Smith (1996) and Hofmann (1998); and for the lichen taxa to Purvis (1992) and the index fungorum (<http://www.indexfungorum.org>). For life-forms we referred to Castroviejo et al. (1986-2008) and Bolos et al. (1984).

Because the scale of sampling used for analysis of the spatial structure and species interactions was not suitable for shrub communities of *Cytisus oromediterraneus* (Kent and Coker 1992; Bonham 1989), this work only considers the summits covered with grasslands in all exposures (Valdemartín and Guarramillas, Table 2.1)

Table 2.1. Sierra de Guadarrama summits chosen for GLORIA. Their name, altitude, geographical coordinates and vegetation type are indicated.

Summit name	Altitude (masl)	Coordinates	vegetation
Peñas de la Barranca	2170	40° 46' N 03° 58' W	• shrub communities of <i>Cytisetum oromediterranei</i>
Guarramillas	2220	40° 47' N 03° 58' W	• grassland of <i>Hieracio myriadeni-Festucetum curvifoliae</i>
Hermana Menor	2269	40° 50' N 03° 57' W	• grassland of <i>Hieracio myriadeni-Festucetum curvifoliae</i> • shrub communities of <i>Senecioni-Cytisetum oromediterranei</i> and <i>Avenello ibericae-Juniperetum nanae</i>
Valdemartin	2280	40° 47' N 03° 59' W	• grassland of <i>Hieracio myriadeni-Festucetum curvifoliae</i>

Statistical analysis

Relationship with environment

In order to analyse the relationship between the different summits and exposures, we carried out multivariate analysis. First, we calculated the ecological gradient of the floristic data by means of DCA (Leps and Smilauer 2004). It measures the beta diversity in community composition along the ordination axes. If the largest value for the ecological gradient is lower than 3.0 it is recommended to use a linear method of ordination. In our case, DCA showed a largest value of 2.312, indicating enough floristic homogeneity to use a linear method of ordination (ter Braak and Smilauer 1998), and we carried out a Principal Component Analyse (PCA). We then built an environmental matrix with the variables of aspect, slope, grazing impact and percentage cover of vascular plants, bryophytes, lichens, litter, rock, scree and bare ground. Using this as a constrained matrix we performed a Redundancy Analysis (RDA) (Wollenberg 1977) to relate environmental and floristic matrices (ter Braak and Smilauer, 1998). To test the accuracy of the relationship between the two matrix a Monte Carlo permutation test

(1000 randomization) was performed (ter Braak and Smilauer 1998). The multivariate analyses were done with CANOCO (ter Braak and Smilauer, 1998).

Spatial pattern

Spatial pattern of species distribution in the 100 cell frame was analysed using SADIE (Perry 1998; Perry et al. 1999). This method uses distance to regularity to measure the total distance involved in moving from the observed spatial arrangements of counts to a regular arrangement. Division of the observed value of D by the mean value from randomisation gives the index of aggregation I_a . This index provides information on the overall spatial pattern of species. A sample is clumped if $I_a > 1$; randomly distributed if $I_a = 1$, and regularly distributed if $I_a < 1$. SADIE also provides a formal two-tailed randomisation test by calculating what proportion of values in the frequency distribution are as large or larger than the observed value of the distance to regularity. A data set will be clumped when $p < 0.05$, randomly distributed when $0.95 > p > 0.05$ and regularly distributed when $p > 0.95$. Then, to analyse in detail the spatial structure of species we calculated the clustering index. The index of clustering (ν) measures the degree of clustering of the data into patches or gaps. It quantifies the contribution of a sample to the overall clustering of the data. This was used to calculate the number and size of species patches. As all I_a with a $p < 0.05$ were greater than 1.3, we fixed 1.3 as the threshold value of ν . Cells with a $\nu > 1.3$ were in a patch, while cells with a $\nu < -1.3$ were in a gap. To avoid considering higher I_a values related with a low number of patches, we considered as aggregated distributions those with a I_a higher than 1.3 and with at least 3 patches per plot. Mean values of I_a and number and size of patches among species, exposures and summits were compared by Kruskal Wallis and Mann-Whitney U test (Sokal and Rohlf, 1995) using SPSS v.13.

Co-occurrence of pairs of species

Positive or negative pairwise species associations were tested using contingency table analysis with Pearson χ^2 test on species presence/absence data from each plot cluster ($N=400$) and only for species occurring with a frequency per cluster greater than 10%. Phi coefficient of each pairwise associations was calculated to measure the degree of association between species. To avoid consider significant associations caused by random, due to the high number of species combinations, only species associations with a $p < 0.01$ for Pearson χ^2 test and a Phi value > 0.200 were considered. Finally the Phi coefficient values between exposures and summits were tested with Kruskal Wallis and Mann-Whitney U test (Sokal and Rohlf, 1995). For the analysis, we used SPSS v.15.

Results

Multivariate relationships

The first three axes in the PCA ordination, which separated plots according to the exposure, explained 57.45% of total variance (Figure 2.1 and 2.2). The first axis separated western and northern plots from southern and eastern plots (Figure 2.1 and 2.2). The second axis roughly separated the plots according to the different summits (Figure 2.1). Finally, the third axis separated the western and eastern plots from the northern and southern ones (Figure 2.2). As axes 1 and 3 have the clearest similarities regarding plot exposure, we checked the floristic composition on this PCA biplot, and we were able to identify the most frequent species on each exposure (Figure 2. 3). On the northern exposure, *Minuartia recurva* and *Luzula hispanica* appear better separated than the rest; on the southern exposure *Agrostis castellana*, *Cerastium ramosissimum* and *Rumex acetosella*; on the eastern exposure *Agrostis delicatula*, *Cladonia gracilis* and all the bryophyte species; and finally on the western exposure —similar to the northern— the set of plants is also poorer, with *Thymus praecox* and *Cetraria islandica* being the most representative. A comparison of the floristic similarities of plots indicated that the western and northern exposure plots in each summit (Figure 2.1) showed greater floristic homogeneity, and were grouped by summit, while plots in eastern and southern exposures were more heterogeneous and were arranged according to summits and exposures.

Considering specific richness values of the sample plots according to the two first axes (Figure 2.4), plots on the Valdemartín summit showed the lowest values, while sample plots in eastern exposures in Guarramillas together with two southern sample plots in Guarramillas showed the highest values. Eastern and southern sample plots in Valdemartín and western and northern plots in Guarramillas had intermediate richness values.

RDA ordination showed that the relationships of floristic and environmental data was highly significant ($p=0.002$) and the total variation explained by the environmental data set was 0.74%. The species were distributed along a first axis (Figure 2.5) related to grazing disturbance and bryophyte cover. *Agrostis castellana*, *Nardus stricta* and *Festuca iberica* and all the moss species were situated on the higher grazing disturbance positions while *Thymus praecox* and *Cetraria islandica* were on the lowest disturbance positions. The second axis (Figure 2.5) was related to the physiographic traits of the summits. These traits were rock and scree cover and slope at the negative values of the axis and vascular cover at the positive ones. Therefore the abundance of *Luzula hispanica* and *Minuartia recurva* was related with higher vascular cover while pioneer species such as *Sedum brevifolium*, *Sedum candollei* and *Koeleria crassipes* appeared on the negative values of this axis. The cushion chameophytes *Jasione crispa* and *Silene ciliata* appeared on central positions as species related to intermediated succession stages.

Comparing life forms and altitudinal ranges of species with respect to disturbance, the majority of cryophilous taxa and chamaephytes were situated on lower disturbance positions while the bryophytes, the most of caespitose hemicryptophyte species and the lower altitudinal range species were associated to a higher disturbance.

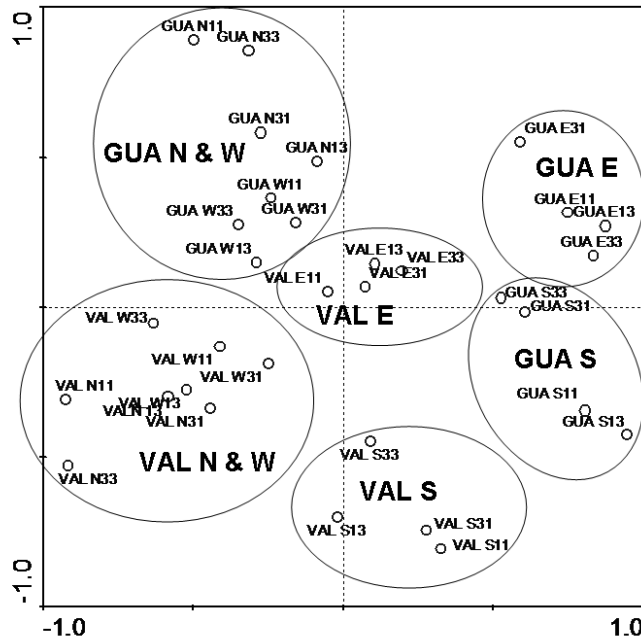


Figure 2.1. PCA biplot of samples plots axis 1 and 2. Abbreviations: GUA, Guarramillas; VAL, Valdemartin; N, north; S, south; E, east and W, west.

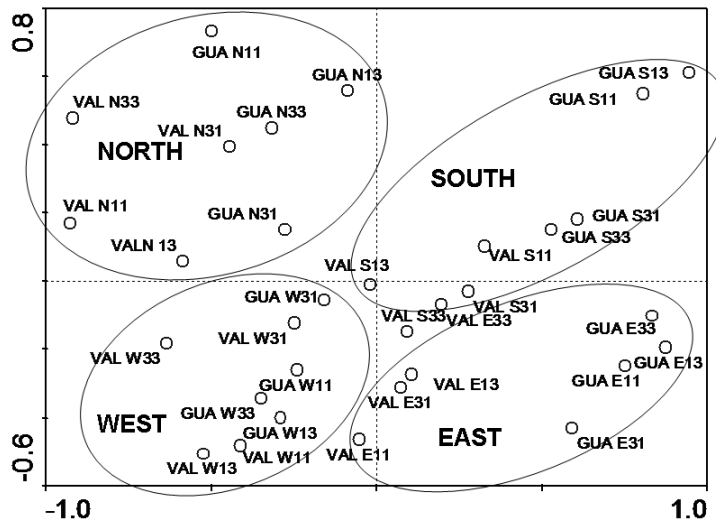


Figure 2.2. PCA Biplot of sample plots axis 1 and 3. Abbreviations: GUA, Guarramillas; VAL, Cerro de Valdemartin; N, north; S, south; E, east and W, west.

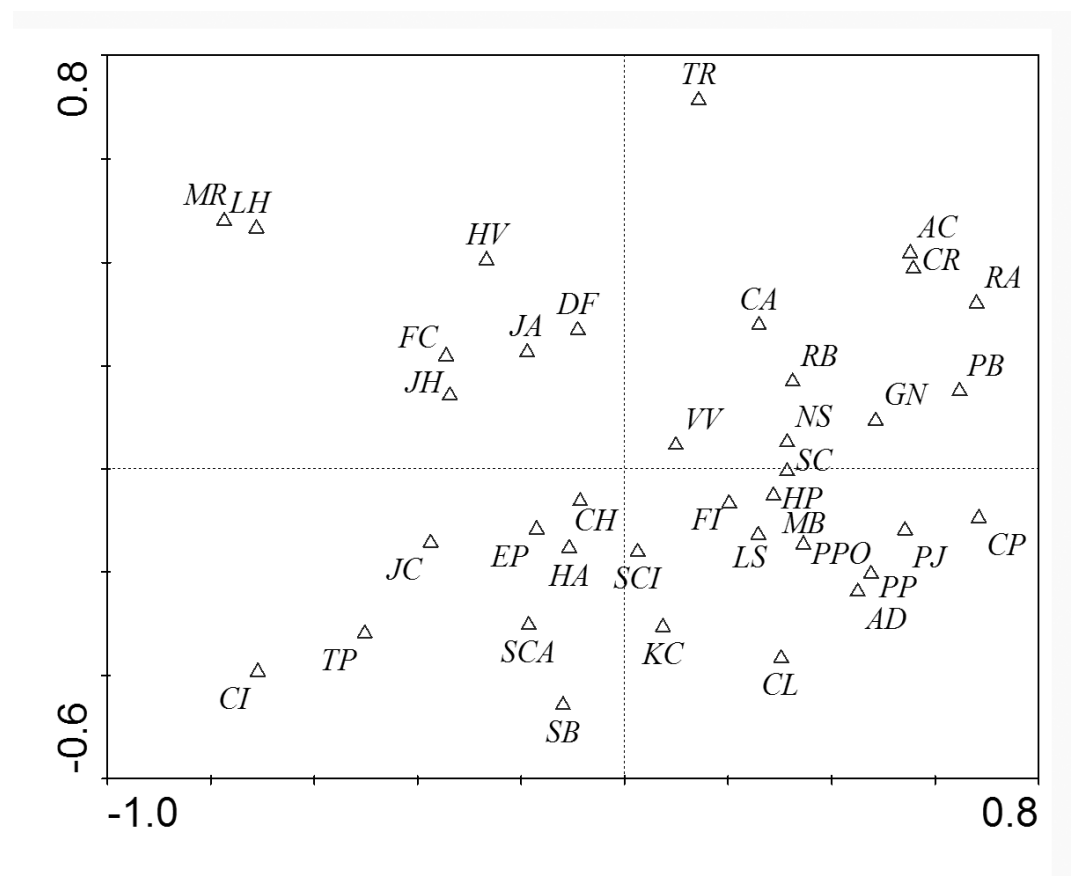


Figure 2.3. PCA Biplot of species for axis 1 and 3. Species abbreviations: AC, *Agrostis castellana*; AD, *Agrostis delicatula*; CH, *Campanula herminii*; CR, *Cerastium ramosissimum*; CP, *Ceratodon purpurens*; CA, *Cetraria aculeata*; CI, *Cetraria islandica*; CL, *Cladonia gracilis*; DF, *Deschampsia flexuosa*; EP, *Erysimum penyalarens*; FC, *Festuca curvifolia*; FI, *Festuca iberica*; GN, *Gagea nevadensis*; HP, *Hieracium pilosella*; HV, *Hieracium vahlii*; HA, *Homalothecium aurens*; JC, *Jasione crispa*; JA, *Juniperus communis*; JH, *Jurinea humilis*; KC, *Koeleria crassipes*; LS, *Linaria saxatilis*; LH, *Luzula hispanica*; MR, *Minuartia recurva*; MB, *Murbeckiella boryi*; NS, *Nardus stricta*; PPO, *Paronychia polygonifolia*; PB, *Poa bulbosa*; PJ, *Polytrichum juniperinum*; PPI, *Polytrichum piliferum*; RA, *Rumex acetosella*; RB, *Ranunculus bulbosus*; SB, *Sedum brevifolium*; SCA, *Sedum candollei*; SC, *Sedum carpetanus*; SCI, *Silene ciliata*; TP, *Thymus penyalarens*; TR, *Tortula ruralis*; VV, *Veronica verna*.

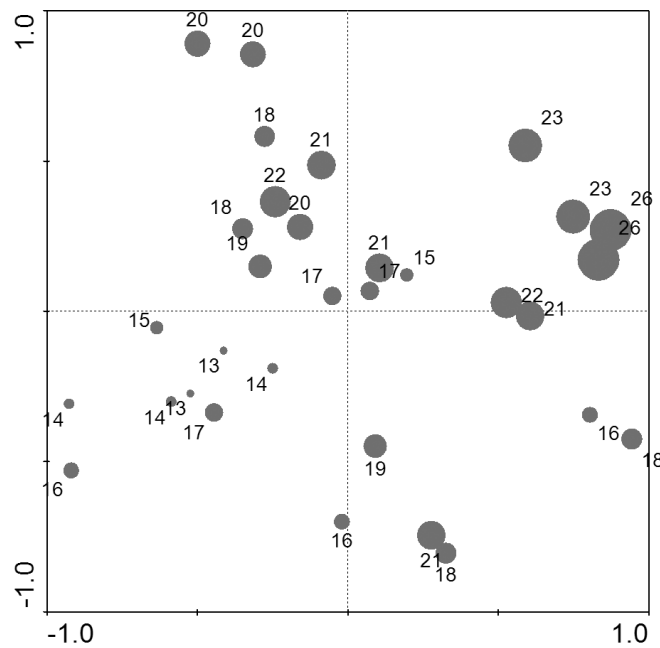


Figure 2.4. PCA biplot of species number per sample plots for axis 1 and 2.

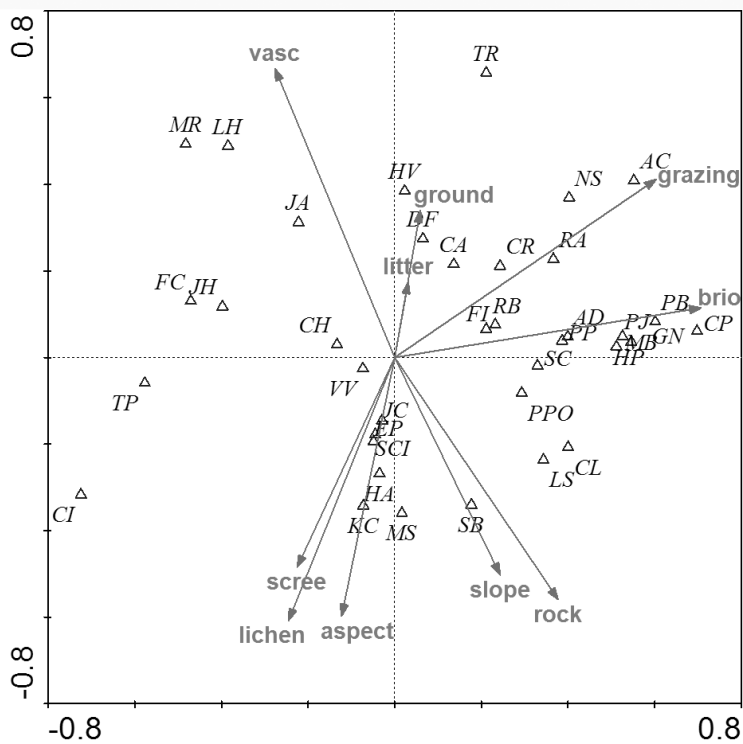


Figure 2.5. Biplot of RDA model for species in axis 1 and 2: Species abbreviations in Figure 2.3. Explanatory variables abbreviations. **brio**, bryophyte cover; **ground**, bare ground cover; **grazing**, grazing disturbance frequency; **lichen**, lichen cover; **litter**, litter cover; **rock**, rock cover; **scree**, scree cover; **vasc**, vascular cover.

Spatial patterns

None of the species presented a regular distribution, and most showed a random distribution in the plots. From the 38 species observed, 31 showed an aggregated distribution in some plot. Only *Minuartia recurva*, *Luzula hispanica*, *Thymus praecox*, *Jurinea humilis*, *Rumex acetosella* and *Nardus stricta* showed aggregated distribution in at least 50% of the observations. There were no significant differences of mean ranks of I_a ($H= 9.221$, $p=0.101$), gap size ($H= 8.651$, $p=0.124$) and number of gaps ($H= 4.662$, $p=0.458$) among these six species. Comparing the total significant I_a we did not detect significant differences in mean ranks of I_a between summits ($U= 3143.5$, $p=0.626$). Because I_a values in northern exposures showed a bimodal distribution (Figure 2.6), indicating greater spatial heterogeneity, we excluded them from the Kruskal Wallis test. Among the three remaining exposures we observed significant differences ($H=14.673$, $p=0.001$) in mean ranks of I_a . The highest I_a mean value was observed on the eastern aspect (average $I_a = 1.858$) while the lowest I_a mean value on the western aspect (average $I_a = 1.5624$).

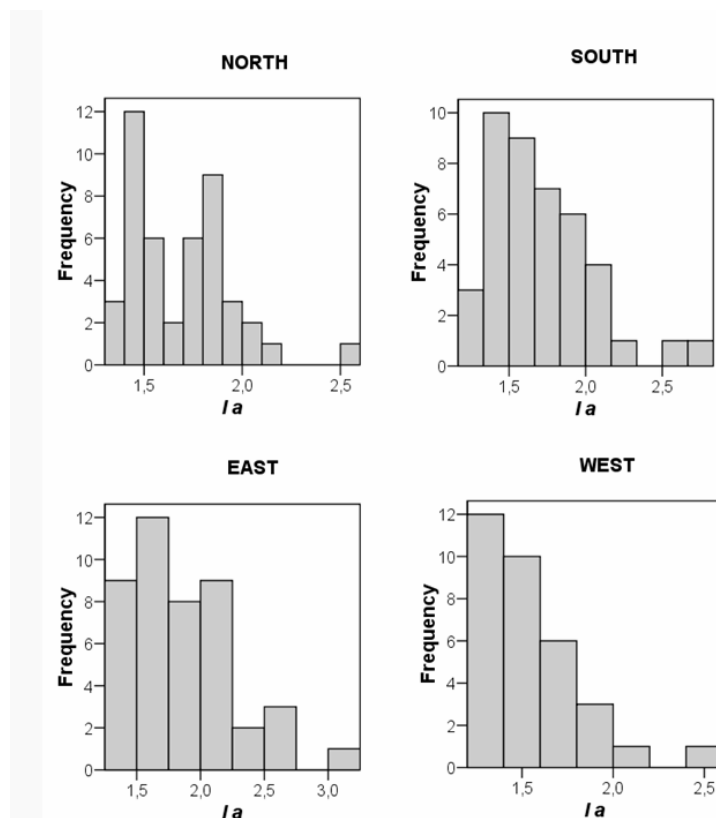


Figure 2.6. Total frequency of I_a values in northern, southern, eastern and western exposures.

Regarding the altitudinal range of species and their life forms, there were no significant differences in mean ranks of I_a ($H=4.056$; $p=0.398$; $H=14.147$, $p=0.166$). Comparing the percentage of aggregated pattern observations among altitudinal ranges of species (Table 2.2), the COM altitudinal range had the highest percentage of aggregated observations (48.05%), followed by the SM-COM range (34.17%). Life forms with a higher percentage of aggregated observations (Table 2.3) were creeping chamaephyte (55.56%), geophyte (52.17%), cushion chamaephyte (40%), and succulent chamaephyte (40%). These higher percentages did not coincide with a higher number of species or observations per altitudinal range or life forms except for the SM-COM range (Table 2.2 and 2.3).

Table 2.2. Spatial aggregation per altitudinal range of species. I_a mean value, percentage of aggregated observations, total number of observations and total number of species per altitudinal range are indicated. Abbreviations: COM: Cryoromediterranean; MM: Mesomediterranean; OM: Oromediterranean; SM: Supramediterranean.

Altitudinal range	I_a mean	Aggregated observations (%)	Total number of observations	Total number of species
COM	1.68	48.05	37	5
OM-COM	1.66	24.75	25	9
SM-COM	1.73	34.17	68	16
SM-OM(COM)	1.93	25.58	11	5
MM-CM	1.66	29.63	16	3

Table 2.3. Spatial aggregation per life form of species. I_a mean value, percentage of aggregated observations, total number of observations and total number of species per life form are indicated. Abbreviations: Bryo: bryophyte; Chc: cushion chamaephyte; Chcr: creeping chamaephyte; Chs: succulent chamaephyte; G: geophyte; Hc: caespitose hemicryptophyte; Hp: protohemicryptophyte; Hr: rosette hemicryptophyte; Hsf: suffrutescent hemicryptophyte; L: lichen; NPhc: creeping nanophanerophyte; Th: therophyte.

Life form	I_a mean	Aggregated observations (%)	Total number of observations	Total number of species
Bryo	1.94	26.9	63	4
L	1.65	29.6	91	3
Th	1.63	25.0	16	3
G	1.43	52.1	23	2
Hc	1.74	31.6	155	11
Hr	1.66	35.0	40	4
Hp	1.87	36.8	19	2
Hsf	1.70	12.5	8	1
Chs	1.53	40.0	30	1
Chcr	1.68	55.5	27	2
Chc	1.72	40.0	40	3

Co-occurrence of pairs of species

The number of positive associations were always greater than the number of negative associations, and the maximum Phi value calculated was 0.506 (Table 2.4 and 2.5). There were no significant differences of Phi values among exposures ($H=3.245$, $p=0.355$) and between summits ($U=342$, $p=0.268$). The associations were considered according to the four compass directions on the two summits together due to the floristic similarities of samples in a same exposure.

The species that most often participated in positive interactions were *Minuartia recurva* on northern exposures, *Festuca curvifolia* and *Rumex acetosella* on southern exposures, *Polytrichum juniperinum* on eastern exposures and *Luzula hispanica* and *Minuartia recurva* on western exposures. *Juniperus communis* participated in most of the negative associations observed. Other species that participated in several negative associations were *Thymus praecox* and *Festuca curvifolia*, although they also participated in positive associations. Considering the overall positive associations *Festuca iberica*, *Luzula hispanica* and *Minuartia recurva* established the highest number of positive associations, while *Juniperus communis* was the most frequent participant in negative associations. Comparing life forms we observed that bryophytes and lichen species were often positively associated, associations among chameophyte species were unusual and caespitose hemicryptophyte species often participated in positive associations.

Table 2.4. Phi values of significant ($p < 0.01$) interspecific associations detected in northern and southern exposures by χ^2 analysis.

Northern exposure											
<i>Agrostis castellana</i>											
.	<i>Cetraria aculeata</i>										
.	.	<i>Cetraria islandica</i>									
.	.	.	<i>Cladonia gracilis</i>								
.	.	.	.	<i>Festuca curvifolia</i>							
.	.	0.384	.	.	<i>Festuca iberica</i>						
.	0.201	<i>Hieracium vahlII</i>					
.	<i>Jasione crispa</i>				
-0.358	-0.411	.	-0.506	<i>Juniperus communis</i>			
.	.	0.243	.	0.202	.	.	.	-0.262	<i>Jurinea humilis</i>		
.	0.235	.	.	<i>Luzula hispanica</i>	
.	.	0.217	0.228	.	0.217	0.339	<i>Minuartia recurva</i>
.	0.282	<i>Poa bulbosa</i>
Southern exposure											
<i>Cerastium ramosissimum</i>											
0.303	<i>Cetraria aculeata</i>										
.	0.260	<i>Cetraria islandica</i>									
.	.	.	<i>Cladonia gracilis</i>								
-0.204	0.23	.	0.303	<i>Festuca curvifolia</i>							
.	.	0.226	.	.	<i>Festuca iberica</i>						
.	0.278	<i>Jurinea humilis</i>					
.	.	.	-0.221	0.302	.	<i>Koeleria crassipes</i>					
.	0.210	0.244	<i>Nardus stricta</i>				
0.214	<i>Poa bulbosa</i>			
.	<i>Polytrichum juniperinum</i>		
.	.	.	.	0.315	.	.	0.202	0.276	<i>Rumex acetosella</i>		
.	.	.	.	0.201	<i>Sedum brevifolium</i>	
.	-0.243	.	<i>Thymus praecox</i>	
0.249	0.206	.	0.208	.	<i>Tortula ruralis</i>

Table 2.5. Phi values of significant ($p < 0.01$) interspecific associations detected in eastern and western exposures by χ^2 analysis

Eastern exposure

[illegible]

Western exposure

<i>Cetraria islandica</i>							
.	<i>Cladonia gracilis</i>						
0.245	.	<i>Festuca curvifolia</i>					
.	.	.	<i>Festuca iberica</i>				
.	.	.	.	<i>Hieracium vahlII</i>			
.	<i>Jasione crispa</i>		
.	.	-0.278	.	.	.	<i>Juniperus communis</i>	
.	.	.	0.344	0.227	0.275	.	<i>Luzula hispanica</i>
.	0.245	.	0.243	0.303	.	.	0.293 <i>Minuartia recurva</i>
.	.	.	0.216	.	.	.	0.215 <i>Thymus praecox</i>

Discussion

Topography in combination with wind controls the snow pack accumulation that determines the length of the growing season and resource availability in high mountain environments (Choler 2005; Björk and Molau 2007; Stanton et al. 1994). In our study area, those factors were indirectly observed in the different exposure conditions. Considering the ordination results, the more sheltered exposures were eastward and southward, while western exposures were closer to northern floristic composition and environmental conditions. Such similarities among exposures were different from those reported in other GLORIA summits (e.g., Coldea and Pop 2004; Bertin et al. 2001). The similarities between north and west could be conditioned by the presence of westerly winds in winter which are frequent in this area (Gavilán et al. 1998; Palacios et al. 2003) and may be reducing the snow protections against winter frost in western exposures. Floristic and disturbance similarities between east and south were related with the presence of the *Nardus* grassland species preferred by cattle (Rivas-Martínez et al. 1990). Although a higher abundance of hygrophyte species on warmer exposures was unexpected, due to the typical Mediterranean dryness, it was probably related with a higher snow accumulation on eastern exposures described in this area (Palacios et al. 2003; Andrés et al. 2007), and the local soil conditions with a higher retaining capacity, as indicated by the higher abundance of mosses. As described in previous works, sheltered situations contained the majority of lower altitudinal range species (Kazakis et al. 2006; Stanisci et al. 2005), and the richest floristic compositions (Choler 2005; Stanisci et al. 2005) while the majority of high mountain species settled in exposed situations (Coldea and Pop 2004).

Spatial heterogeneity of a plant community could be driven by several factors such as biotic interactions (Callaway 1995; Fajardo et al. 2008), environmental heterogeneity (Enrenfeld et al. 1997; Hutchings et al. 2003) and patterns of growth or seed dispersal (Herben et al. 1995; Nathan et al. 2000). The higher values of I_a on eastern slopes and the bimodal distribution of I_a values on northern slopes showed a higher spatial heterogeneity of species distributions. Because we considered the overall spatial structure of the community, the higher spatial heterogeneity on northern and eastern exposures may be related with a higher environmental heterogeneity. On northern exposures, environmental heterogeneity may be determined by a lower winter temperatures, and on eastern exposures by a higher grazing disturbance. Both factors have been described previously as causes of environmental heterogeneity (Bliss 1971; Seabloom et al. 2005). The frequently aggregated distribution of the species *Minuartia recurva*, *Jurinea humilis*, *Thymus praecox*, *Luzula hispanica*, *Nardus stricta* and *Rumex acetosella* is probably related with positive interactions with other species because they differ in life form, ecological requirements, growing pattern and seed dispersal, but all of them participated in positive associations. Particularly *Luzula hispanica* often took part in positive interactions,

usually with *Thymus praecox* and *Minuartia recurva*, so we suggest a possible facilitation relation between them. Relations between cushion plants and dwarf shrubs with perennial grasses has been observed before in tundra and high-mountain environments (Carlsson and Callaghan 1991; Cavieres et al. 2002; Cavieres et al. 2006)

The general balance between positive and negative interactions among plant species in alpine environments has been shown to be very important for plant community development (Nuñez et al. 1999; Choler et al. 2001; Kikvidze et al. 2001). As observed in previous studies done in the Sistema Central (Gavilán et al. 2002, Escudero et al. 2004) and other mountain areas (Kikvidze and Nakhutsrushvili 1998, Fajardo et al. 2008) positive associations were more frequent than negative associations. From a functional point of view, species with complementary strategies can be expected to establish more frequent positive interactions while species with similar strategies will establish negative or no associations (Hooper et al. 2005).

However co-occurrence of species not only arises from biotic interactions alone; a shared microhabitat of species could cause a co-occurrence pattern (Seabloom et al. 2005; Bell 2005). This second factor was probably the cause of the frequent positive associations observed among bryophyte species and the lichen *Cladonia gracilis*.

The participation of *Juniperus communis* always in negative associations was paradoxical; due to its life form and dimensions we expected to observe nurse effects on other species in these environments. However *Juniperus communis* excludes from its understorey even the competitive species *Festuca curvifolia* and more pioneer species such as *Jurinea humilis* or *Cladonia gracilis*. This exclusion may be due to the shady conditions under the canopy of *Juniperus communis*, or be related to the quality of litter provided by this species.

Finally, the relation of most high mountain species to less disturbed situations showed that grazing activity could have a negative effect on the most original species in this plant community. It is therefore necessary to continue the monitoring of the impact of grazing activity to better evaluate the future changes that threaten these communities. In addition, these species already mainly occupy the most exposed conditions, so the capacity of the highest summits to provide new suitable microclimates under changing temperature conditions is limited. In conclusion our study contributed to a better understanding of the factors that determine small-scale distribution patterns of Mediterranean high mountain plant species in central Spain. Many of the Mediterranean alpine species may be critically threatened through an accelerating climate warming. GLORIA sampling protocol, created to long-term monitoring, also provides a comprehensive way to carry out short-term studies in high mountain environments.

Acknowledgements

We thank the GLORIA co-ordination team in Vienna for the support provided and the staff of the Cuenca Alta del Manzanares Nature Reserve for permission to work in the area. We also thank the anonymous reviewers and Prudence Brooke-Turner who reviewed the english. This research was partially financed by the Spanish Ministry of Science and Innovation (MICINN) through a predoctoral grant to Alba Gutiérrez-Girón (FPU scholarship grant) and BIOALPI project (MICINN: CGL 2008-901/BOS).

Appendix 2.1

Table 2.6. Taxa recorded in the studied territory. Abbreviations: Bryo: bryophyte; Chc: cushion camaephyte; Chcr: creeping chameophyte; Chs: succulent camaephyte; G: geophyte; Hc: caespitose hemicryptophyte; Hp: protohemicryptophyte; Hr: rosette hemicryptophyte; Hsf: suffruticose hemicryptophyte; L: lichen; NPhc: creeping nanophanerophyte; Th: therophyte. COM: Cryoromediterranean; MM: Mesomediterranean; OM: Oromediterranean; SM: Supramediterranean. Frequency of species: Total frequency measured in 3200 cells.

Taxa	Family	Life Form	Altitude range	Frequency of species
<i>Agrostis castellana</i> Boiss. & Reut	Poaceae	Hc	SM-OM (COM)	268
<i>Agrostis delicatula</i> Pourr. ex Lapeyr.	Poaceae	Hc	SM-COM	172
<i>Campanula herminii</i> Hoffmanns. & Link	Campanulaceae	Hc	OM-COM	14
<i>Cerastium ramosissimum</i> Boiss	Caryophyllaceae	Th	MM-COM	170
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	Ditrichaceae	Bryo	SM-COM	111
<i>Cetraria aculeata</i> (Schreb.) Fr.	Parmeliaceae	L	MM-COM	582
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	Parmeliaceae	L	COM	1244
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd	Cladoniaceae	L	MM-COM	518
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin	Poaceae	Hc	SM-COM	202
<i>Erysimum penyalarensense</i> (Pau) Polatschek	Brassicaceae	Hsf	COM	50
<i>Festuca curvifolia</i> Lag. ex Lange	Poaceae	Hc	SM-COM	2778
<i>Festuca iberica</i> (Hack.) K. Richt.	Poaceae	Hc	SM-COM	516
<i>Gagea nevadensis</i> Boiss.	Liliaceae	G	SM-OM	36
<i>Hieracium pilosella</i> L.	Asteraceae	Hr	SM-OM (COM)	6
<i>Hieracium vahlii</i> Froë in DC. subsp. <i>myriadenum</i> (Boiss. & Reuter)	Asteraceae	Hr	OM-COM	300
Zahn in Engler				
<i>Homalothecium aureum</i> (Spruce) Robins	Brachytheciaceae	Bryo	SM-COM	9
<i>Jasione crispa</i> (Pourret) Samp. Subsp. <i>centralis</i> (Rivas Martinez) Tutin	Campanulaceae	Chc	OM-COM	394

Table 2.6. continued

Taxa	Family	Life Form	Altitude range	Frequency of species
<i>Juniperus communis</i> L. subsp. <i>alpina</i> (Suter) Célak	Cupressaceae	NPch	OM-COM	161
<i>Jurinea humilis</i> (Desf.) DC.	Asteraceae	Hr	SM-COM	485
<i>Koeleria crassipes</i> Lange	Poaceae	Hc	SM-COM	108
<i>Linaria saxatilis</i> (L.) Chaz	Scrophulariaceae	Chcr	SM-COM	2
<i>Luzula hispanica</i> Chrtek & Krísá	Juncaceae	Hc	COM	489
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell s.l.	Caryophyllaceae	Chc	COM	769
<i>Murbeckiella boryi</i> (Boiss.) Rothm.	Brassicaceae	Hr	SM-COM	1
<i>Nardus stricta</i> L.	Poaceae	Hc	SM-COM	203
<i>Paronychia polygonifolia</i> (Vill.) DC.	Caryophyllaceae	Hc	OM-COM	32
<i>Poa bulbosa</i> L.	Poaceae	Hc	SM-OM (COM)	163
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	Polytrichaceae	Bryo	SM-COM	345
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	Polytrichaceae	Bryo	SM-COM	164
<i>Ranunculus bulbosus</i> L. subsp. <i>aleae</i> var. <i>cacuminalis</i> G. López	Ranunculaceae	Hp	OM-COM	19
<i>Rumex acetosella</i> L. subsp. <i>angiocarpus</i> (Murb.) Murb.	Polygonaceae	Hp	SM-COM	358
<i>Sedum brevifolium</i> DC.	Crassulaceae	Chs	SM-COM	1219
<i>Sedum candollei</i> Raym.-Hamet	Crassulaceae	Th	COM	35
<i>Senecio carpetanus</i> Boiss. & Reut	Asteraceae	Hp	OM-COM	23
<i>Silene ciliata</i> Pourret	Caryophyllaceae	Chc	OM-COM	2
<i>Thymus praecox</i> Opiz subsp. <i>penyalarensis</i> (Pau) Rivas Mart., Fern. Gonz. & Sánchez Mata	Lamiaceae	Chcr	COM	1013
<i>Tortula ruralis</i> (Hedw.) Gaertn.	Pottiaceae	Bryo	MM-COM	161
<i>Veronica verna</i> L.	Scrophulariaceae	Th	SM-COM	3

3. Estrategias funcionales y factores ambientales limitantes

Publicación derivada de éste capítulo

*Plant functional strategies and environmental constraints in Mediterranean high-mountain dry
grasslands*

A. GUTIÉRREZ GIRÓN, R.G. GAVILÁN

Enviado a Plant Ecology and Diversity

Estrategias funcionales y factores ambientales limitantes en pastos de la alta montaña mediterránea del Sistema Central.

Resumen

Antecedentes y objetivos: Las relaciones entre los factores ambientales y los caracteres funcionales de las plantas han sido poco estudiadas en los ecosistemas de alta montaña Mediterránea. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) explorar la variación de los caracteres funcionales de las plantas de acuerdo a la variabilidad ambiental; (2) analizar las diferentes estrategias funcionales de las especies; (3) detectar las principales constricciones ambientales para las especies en el área de estudio.

Métodos: Muestreamos la composición florística en 76 parcelas distribuidas en cinco cimas, por encima de 2.100 m de altitud, en las montañas del Sistema Central. Se obtuvieron datos de parámetros edáficos, climáticos y se estimó la intensidad de herbivoría. Ocho caracteres funcionales fueron medidos en 21 especies. Determinamos la variabilidad ambiental y la covariación de los caracteres funcionales mediante análisis multivariante. Para detectar la relación entre los factores ambientales y los caracteres funcionales realizamos un análisis de la cuarta esquina (*fourth-corner analysis*).

Resultados: Los caracteres funcionales de las plantas relacionados con la adquisición de recursos, tales como tamaño de la hoja, o concentración foliar de nitrógeno mostraban variaciones en relación a condiciones térmicas y disponibilidad de agua en el verano, mientras que el contenido seco de las hojas estaba relacionado con la disponibilidad de agua y el desarrollo edáfico. La masa de las semillas estaba relacionada con la duración de la cobertura nival y la disponibilidad de agua. La frecuencia de especies con reproducción vegetativa estaba relacionada con la duración del periodo vegetativo y la disponibilidad de agua. La perturbación por herbivoría estaba relacionada con la estatura media de las especies.

Conclusiones: Los resultados sugieren que en las comunidades vegetales de la alta montaña Mediterránea las bajas temperaturas durante el periodo vegetativo podrían ser el principal factor limitante para la adquisición de recursos en estos ecosistemas. Sin embargo, el establecimiento de las especies y su persistencia puede estar limitado por la escasez de agua en el verano en estos ecosistemas.

Plant functional strategies and environmental constraints in Mediterranean high-mountain grasslands in Central Spain.

Abstract

Background and aims: The relationships between plant traits and environmental factors may be useful for an understanding of functional strategies that plants have developed to cope with the main environmental constraints for plant life in Mediterranean high-mountain ecosystems. The aims of this study were (1) to explore the variation of plant traits according to environmental variability; (2) to analyse the different functional strategies of species; and (3) to detect the main habitat constraints for species in the study area.

Methods: We sampled the floristic composition of 76 plots distributed on five summits over 2,100 m a.s.l. in the mountains of the Sistema Central, Spain. Soil, climate and grazing disturbance parameters were recorded. Eight plant traits were measured in 21 species. Environmental variability and the co-variation of functional traits were analysed by RDA and PCA ordinations respectively. Plant traits and environmental variability were related by means of fourth-corner analysis.

Results: Traits related to resource acquisition such as leaf size and leaf N concentration showed variation in relation to temperature conditions and water availability in summer, while leaf dry matter content was related to water availability and soil development. Seed mass was related to snow cover duration and water availability. Clonality was related to the duration of vegetative period and water availability. Grazing disturbance was related to the mean plant height of species.

Conclusions: The results suggest that low temperatures, rather than water shortage, may be the main limiting factor in resource acquisition. Nevertheless, species establishment could be limited by water shortage during summer in Mediterranean high-mountain communities.

Introduction

A major challenge for community ecology is to find assembly rules to predict which subset of the total regional pool of species will become established and persist under a given set of environmental conditions (Keddy 1992; Belyea and Lancaster 1999). The habitat serves as a filter where abiotic (climate, resource availability, disturbance) and biotic (competition, predation, facilitation) conditions operate hierarchically to obtain a set of species with a varying trait composition (Woodward and Diament 1991; Weiher and Keddy 1995; Díaz et al. 1998). The trait composition of a community may indicate the ability of plant species to acquire resources, reproduce, disperse and become established under particular environmental conditions. However, past environmental conditions and stochastic events may also shape community composition and be a determinant for part of the current variability of trait composition within communities. By detecting the relationships between trait and environmental variability one may assess the weight of current environmental conditions on plant trait composition according to the trait-environment paradigm (Keddy and Weiher 1999) in assembly rules. By combining this with information about plant functional strategies (*sensu* Westoby et al. 2002) one could determine the main habitat constraints and predict the responses of communities to changes in environmental conditions (Woodward and Diament 1991; Lavorel and Garnier 2002).

During the last decades, efforts have been made to identify the plant traits that characterise the local vegetation and to understand the ecological strategies that give rise to these traits (Weiher et al. 1999; Westoby et al. 2002; Díaz et al. 2007). Resource acquisition and resource use-efficiency are strongly conditioned by leaf traits such as leaf N content, leaf mass per area (LMA), leaf life span and life size (Reich et al 1997; Wright et al. 2002). In contrast, dispersal and establishment success are related to seed traits (Westoby 1998; Westoby et al. 2002). Plant strategies in response to disturbance often involve attributes such as plant height, lateral spread, seed traits and different types of reproduction (McIntyre et al. 1999; Díaz et al. 2007).

Several approaches are used to analyse co-variations between trait and environment, and these can be classified into direct or indirect approaches. Indirect approaches identify plant groups that share common traits (emergent groups, *sensu* Lavorel et al. 1997), and these groups are then related to environmental factors. Direct approaches simultaneously consider species composition, plant traits and environmental variables and directly relate plant traits to environmental factors (e.g. Legendre et al. 1997; Garnier et al. 2007; Pakeman et al. 2008). Recently, Dray and Legendre (2008) proposed a revisited methodology to undertake this type of analysis, although this has only been used in few studies (e.g. Aubin et al. 2009).

Most high-mountains in Europe have been recently colonised, following the last deglaciation period around 15,000 BP (Frenzel et al. 1992; Fernández-Mosquera et al. 2000). Many of these plants had already evolved traits that allowed them to establish and persist under the dominant harsh conditions of these habitats in the past. Moreover high-mountain communities show strong variation in species composition on relatively small spatial scales because of sharp environmental gradients, caused by varying snow accumulation patterns (from wind-blown to snowbed sites) (Körner 2003). Both factors make high-mountain communities especially suitable for testing the extent to which environmental factors correlate to the trait composition of communities (Choler 2005). However, few studies have considered these relationships in alpine communities (e.g. Kudo et al. 1999; Choler 2005; Illa et al. 2006), although alpine ecosystems have been included in studies of trait variation at global or larger spatial scales (e.g. Reich et al. 1999; Pellissier et al. 2010).

High-mountain ecosystems in southern Europe may markedly change as a result of climate change, since changes in temperature and precipitation are predicted to be important (Engler et al. 2011). In the study area the combined effect of low temperatures –estimated annual average temperature of 2-4 °C (Rivas-Martínez et al. 1990)– and water deficit in summer (Giménez-Benavides et al. 2007; García-Camacho and Escudero 2008) may represent a challenge for plant communities living at higher altitudes, since both factors may reduce the length of the effective growing season. Although the biodiversity of Mediterranean high-mountain ecosystems has been studied for many years (e.g. Maire 1924; Quézel 1957); and we are beginning to elucidate their structure (Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004; Gutiérrez-Girón and Gavilán 2010) and functional trait composition (Navarro et al. 2010), few studies have been conducted on the importance of summer drought and low temperatures and their consequences for plants in Mediterranean high-mountain ecosystems.

High-mountain ecosystems have recently been systematically surveyed to detect changes caused by global warming. The Global Observation Research Initiative in Alpine Environments (GLORIA) project has developed a standard survey protocol of plant diversity changes in these habitats (Pauli et al. 2004). Simultaneously, other short-term studies can be combined with long-term protocols and make use of the data already available in order to increase the understanding of these habitats. Thus from the baseline data of the GLORIA target region in Central Spain we proposed the following aims: 1) to examine the most common ecological strategies in Mediterranean high mountain grasslands of Central Spain; and 2) to evaluate the main habitat constraints in these ecosystems. To do so we tested for significant relationships between plant traits and climate, soil and disturbance variables, and we examined the particular combinations of plant functional traits in relation to the environmental variability observed.

We hypothesised that the most limiting factors in these ecosystems for resource acquisition, plant establishment and persistence were low temperature and water availability during the growing season since both factors may reduce the growing season length. As warmer sites in the study area are more prone to having summer drought (Giménez-Benavides et al 2008; García-Camacho and Escudero 2009) we expected that the weight of warm temperatures as an environmental constraint for species would be the result of the counterbalance between the advantages of milder growing seasons and the disadvantages of drier summer conditions.

Material and Methods

Study area

We carried out this study in two areas in the Sistema Central mountain range in central Spain: the Sierra de Guadarrama near Madrid and the Sierra de Gredos situated to the west of the Sierra de Guadarrama. The highest summits in these mountains are the Peñalara (2,429 m a.s.l.) in the Sierra de Guadarrama and the Almanzor (2,592 m a.s.l.) in the Sierra de Gredos. The Guadarrama range has eroded landforms while the Gredos also has rugged geomorphologies in the central part of the range. The outcrops are gneiss and granites. There are few weather stations in the Sistema Central, and most are situated in lowland areas. At the highest weather station, located in the Navacerrada pass in the Sierra de Guadarrama (1,890 m a.s.l.), mean annual precipitation is 1,350 mm, with a slightly arid period from May to October, with less than 10% of the total annual rainfall. In summer at 2150 m a.s.l. soil moisture content in the top 10 cm reaches average values of < 5% and 10% in August and September, respectively (authors' unpublished data). In the Sierra de Gredos mountains the mean annual precipitation has been estimated at 2,000 mm at 2,000 m a.s.l., of which 77% falls as snow (Palacios et al. 2011). Mean annual temperature is 6 °C at 1,800 m a.s.l., (Rivas-Martínez, 1983). Above 2100 m a.s.l the snow remains on the ground for less than 40 days at the most exposed sites and more than 220 days in leeward sites (Muñoz et al. 1995; Palacios et al. 2003).

The tree line is located between 1,900 and 2,000 m a.s.l. Above this limit the oro-Mediterranean belt (Rivas-Martínez 1987) (equivalent of the subalpine belt in temperate areas) is dominated by shrub communities of *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Avenello ibericae-Juniperetum nanae) and two different broom communities of *Cytisus oromediterraneus*: Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei in the Sierra de Guadarrama and Cytiso oromediterranei-Echinospartetum pulviniformis in the Sierra de Gredos. In the highest areas — over 2,200–2,300 m a.s.l. — in the cryoro-Mediterranean belt (Rivas- Martínez 1987) (the equivalent of the alpine belt in temperate areas), the potential natural vegetation in snow-free zones on wind-blown slopes and crests is psychroxerophilous (cold and dry) grasslands of

Hieracio myriadeni-*Festucetum curvifoliae* and *Sileno-Jasionetum centralis* in the Sierra de Guadarrama and Sierra de Gredos, respectively. These plant communities are dry, perennial, short grasslands with several creeping and cushion chamaephytes and caespituous grasses. In Gredos the abundance of chamaephytes in the communities brings them closer to a fell-field physiognomy. These communities are endemic in the highest elevation areas of the Sistema Central mountains and usually cover the uppermost areas. In areas where the snow persists for longer, the vegetation is *Nardus* grasslands.

In general, there is little anthropogenic disturbance in these areas. There is some grazing activity by sheep in the Sierra de Guadarrama (local flock of 100 heads), and by Spanish ibex (*Capra pyrenaica* Schinz) populations in Gredos and Guadarrama (estimated density 8.5-15 individuals km⁻²). Grazing activity occurs mainly on *Nardus* grasslands and lowland broom communities. Other activities in these areas are skiing and hiking, which have progressively increased in recent years.

Vegetation and environment data

Following the method described in detail in Pauli et al. (2004), three summits were sampled in the summer of 2006 and 2007 in the Sierra de Guadarrama, and two summits in the summer of 2008 in the Sierra de Gredos (see Table 3.1 for location details and names). On every summit, four quadrangular areas of 3 x 3 m were established at 5 m vertical distance below the peak, following the four cardinal points (Figure 3.1). In each of these, four 1 x 1 m plots were sampled (5 x 16 = 80 plots in total) (Figure 3.1). Plots were subdivided into 100 cells of 10 x 10 cm, and the occurrence of every vascular species was recorded in each of the 100 cells in each plot. To obtain a measure of disturbance caused by grazers we recorded the frequency of clipped plant shoots and leaves (hereafter termed 'grazing damage') and the occurrence of faeces (hereafter termed 'faeces') in each of the 100 cells of each plot. For nomenclature of taxa see Castroviejo et al. (1986-2008) and Tutin et al. (1964-1980).

Table 3.1. Location of the summits studied in the mountains of the Sistema Central, Spain. Year of sampling refers to field sampling of vegetation.

Summit name	Altitude (m a.s.l.)	Latitude / Longitude	Mountain range	Year of sampling
Guarramillas	2210	40° 47' N 03° 58' W	Guadarrama (Madrid)	2006
Hermana Menor	2269	40° 50' N 03° 57' W	Guadarrama (Madrid)	2006
Valdemartín	2280	40° 47' N 03° 57' W	Guadarrama (Madrid)	2007
Navasomera	2296	40° 15' N 05° 15' W	Gredos (Ávila)	2008
Morezón	2362	40° 15' N 05° 16' W	Gredos (Ávila)	2008

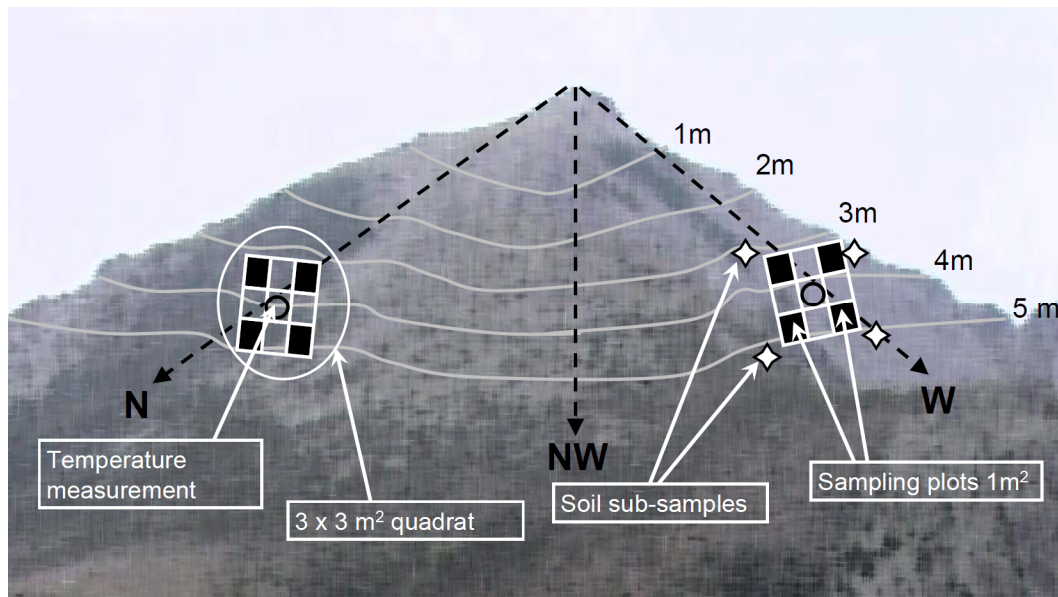


Figure 3.1. Diagram shows the sampling design (modified from Pauli et al. 2004)

Temperature probes with dataloggers (Geoprecision M-log5W, Ettlingen, Germany) were buried at a depth of 10 cm in the centre of each 3 x 3 m area (Figure 3.1). A total of four temperature dataloggers were installed per summit. Temperature dataloggers were first installed in Sierra de Guadarrama in the summer of 2006 and in the Sierra de Gredos in the summer of 2008, and soil temperature was recorded hourly. The period of recorded data considered in this study was from July 2008 to June 2009, a period when data were available for both mountain ranges. Although inter-annual climate fluctuations can strongly modify the values of the parameters estimated, we considered that 1 year of observations was sufficient to characterise temperature conditions within the study area since climate variation patterns in the landscape often remain consistent (Ostler et al. 1982; Shimono and Kudo 2003).

Snow cover duration, hereafter D_{snow} , was calculated as the sum of days with a mean daily soil temperature of $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ and daily temperature variation of $\leq 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Andrés and Palacios 2010). The number of days that soil was frozen, hereafter D_{ice} , was calculated as the sum of days the soil retained frost with a mean daily temperature of $< -1\text{ }^{\circ}\text{C}$. The length of the growing season, hereafter D_{SC} , was estimated as the number of days with a mean daily temperature of $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$. At $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ alpine plants have at least 50% of their maximum CO_2 fixation (Larcher 1983) and this temperature threshold has been considered previously in growing season length estimations (e.g. Huelber et al. 2006; Pickering et al. 2008).

Other variables calculated from soil temperature were mean temperature of the coldest month (T_{cold}) and mean temperature of the warmest month (T_{warm}). Dryness of soils in the warmest month was estimated by calculating the monthly mean of the daily soil temperature

variation of the warmest month, hereafter T_{range} . Thermal inertia is used in soil moisture estimations in remote sensing works (e.g. van de Griend et al. 1985; Verstraeten et al. 2006) and is based on the principle that drier soils have lower thermal inertia and a greater daily temperature variation than moister soils (Xue and Cracknell 1995; Verstraeten et al. 2006). The independence of T_{range} and slope was tested previously, as slope may influence soil thermal exchange and affect the daily temperature range. Figure 3.2 shows the covariation of monthly T_{range} and soil water content during summer in 2007 and 2008.

Soil samples were collected in October 2009. They were compound samples of four sub-samples taken close to the corners of the 3 x 3 m sampling areas (Figure 3.1). Total soil carbon, total soil nitrogen and soil pH were determined. Total soil carbon (C_{soil} mg g⁻¹) was measured by means of a Total Organic Carbon Analyzer TOC 5000A (Shimadzu, Kyoto, Japan). Total soil nitrogen (N_{soil} mg g⁻¹) was determined by the Kjeldahl method, followed by determination of NH_4^+ -N in distillate by titration (SM 702 Trinitro, Metrhohm AG, Switzerland) (Kandeler 1995). The measurements of pH were made in a 1:2.5 suspension of soil: water (g:g) using a pH-meter micro pH 2000 (CRISON, Barcelona, Spain).

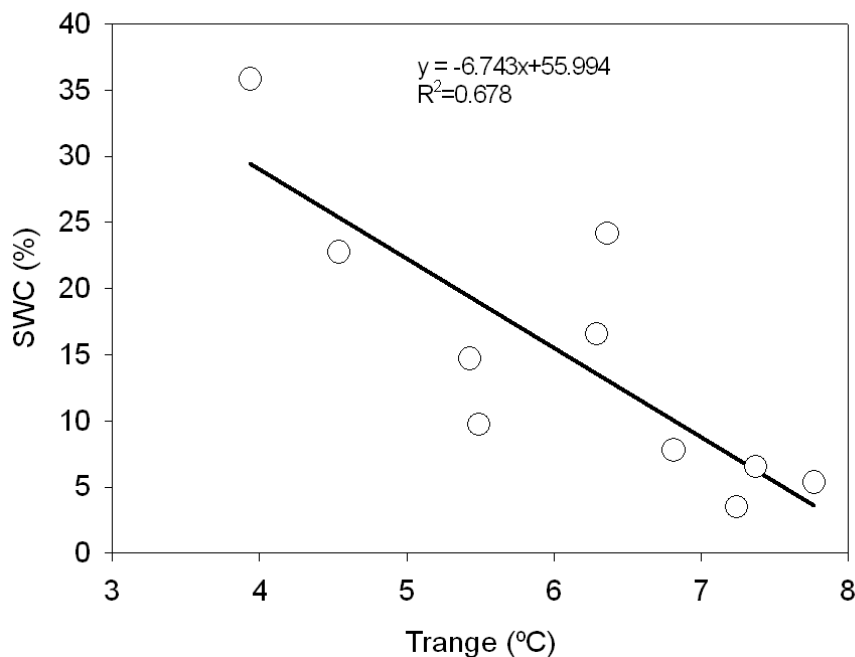


Figure 3.2. Relationship between soil water content (SWC) and monthly mean of daily temperature range (T_{range}). T_{range} values were calculated from hourly temperature records between 2007 and 2008 on Guarramillas and Valdemartin summits. SWC values were calculated from 10 soil samples collected monthly in two Guadarrama sites at ca 2200 m a.s.l. from May to September during 2007 and 2008.

Table 3.2. List of variables measured and their corresponding abbreviations and range values. Set indicates in which set of variables in the partial RDA analysis the variables were included. Soil temperatures were measured at 10 cm depth.

Environmental variables	Abbreviations	Range	Set
Mean soil temperature of the warmest month (°C)	T _{warm}	15.7-20.2	climate
Mean soil temperature of the coldest month (°C)	T _{cold}	-2.1-0.4	climate
Mean of daily soil temperature variation of the warmest month (°C)	T _{range}	6.0-13.8	climate
Snow cover duration (days)	D _{snow}	62-202	climate
Growing season length (days)	D _{5c}	152-198	climate
Freezing soil (days)	D _{ice}	0-69	climate
Soil nitrogen concentration (mg g ⁻¹)	N _{soil}	1.3-7.9	soil
Soil carbon concentration (mg g ⁻¹)	C _{soil}	13.4-100.4	soil
pH	pH	4.5-5.4	soil
Grazing damage (frequency, %)	Grazing	0-51	grazing
Faeces (frequency, %)	Faeces	0-76	grazing
Disturbance (frequency, %)	Disturbance	0-90	grazing

Functional traits

Field sampling was carried out in summer 2008 and 2009 following the protocols of Cornelissen et al. (2003). Although species did not show important phenotypic plasticity in the study area, we selected individuals from each species in at least three localities within the study area where the species were abundant. Leaf samples were collected during July when leaf development was at its optimum before the onset of summer drought. At least 10 individuals growing in the sun were selected for leaf collection. Leaves were sampled in the morning and processed within 24 h to determine leaf mass per area (LMA g m⁻²), leaf dry matter content (LDMC g g⁻¹), leaf nitrogen concentration (L_{nitrogen} mg g⁻¹) and leaf size (L_{size} cm²). L_{nitrogen} was determined in ground samples according to the Dumas method (Watson and Galliher 2001) using the automatic analyser Leco TruSpec CHNS (Leco, Michigan, United States). Leaf area was measured from scanned leaves by using Image J free image analysis software.

Some seed mass (S_{mass} mg) values were obtained from Giménez-Benavides et al. (2005). The remainder of the S_{mass} values were measured from material collected at the end of the summer of 2009 from more than 20 individuals of each species, oven dried at 80 °C for 48 h and measured in five sets of at least 20 seeds. Seeds were cleaned of their accessories prior to weighing.

Height (cm) and lateral spread (cm) of plants were measured in situ in July, when plants had completely developed, and two nominal variables were determined: clonality (clonal or non-clonal reproduction), and the morphological trait of woodiness (woody or herbaceous plant).

Table 3.3 shows a summary of the traits measured and their range of values in the study area. More data on species attributes are included in the table in the Appendix 3.1.

Table 3.3. List of traits considered with their corresponding abbreviations and range values. Categorical traits are indicated with an asterisk (*).

Traits	Abbreviation	Range
Height (cm)	Height	1.1-12.5
Lateral spread (cm)	L _{spread}	2.8-24.5
Leaf mass per area (g m ⁻²)	LMA	47.7-222.9
Leaf dry matter content DMC (mg g ⁻¹)	LDMC	16.6-45.5
Leaf nitrogen concentration (mg g ⁻¹)	L _{nitrogen}	10.9-36.0
Leaf size (cm ²)	L _{size}	0.01-1.9
Seed mass (mg)	S _{mass}	0.06-4.7
Clonality *	Clonality	0-1
Woodiness *	Woodiness	0-1

Data analyses

Environmental variability analysis and separation of environmental effects

We built a species matrix using the frequency count values of species in the 1 m x 1 m plots, present in at least 5% of the total sampled plots covered by grassland vegetation (plots covered by shrub vegetation were not included in the analysis). Species with succulent leaves were excluded from analyses because of their special leaf morphology and because their LDMC and LMA relationships are different from those in laminar leaves, as has commonly been observed (Wilson et al. 1999). This resulted in a total of 21 species and 76 plots. The 21 species represented well the flora of the studied area (Sardinero 2004; Giménez-Benavides et al. 2005). The average number of species per plot was $8.38 \pm s.e. 2.35$. Frequency count values of species were log-10 transformed prior to analysis.

An environmental variable matrix was built using: T_{cold}, T_{warm}, T_{range}, D_{snow}, D_{ice}, D_{5C}, N_{soil}, pH, grazing damage, faeces, and disturbance frequency (sum of faeces and grazing damage frequencies). Environmental variables were standardised by subtracting the mean and dividing by the standard deviation each value in order to obtain a common scale (Legendre and Legendre

1998) before analysis. Constrained ordinations were used to identify the mean dimensions of environmental variability and to evaluate the relative importance of different sets of environmental variables. The appropriate ordination technique was selected by submitting the floristic matrix to a Detrended Correspondence Analysis (DCA, ter Braak 1988), with detrending by segments and non-linear rescaling of the axes. Given that the length of extracted axes from DCA ordination was less than three standard deviations, we carried out a Redundancy Analysis (RDA, Rao 1964) which is a constrained technique that assumes linear species-environment relationships.

A forward step-wise RDA analysis was carried out to detect those environmental variables that significantly explained a part of the floristic variation. Explanatory variables were incorporated one at a time and step-by-step in the order of their decreasing eigen values, after eliminating the variation produced by the variables which had already been included. The process was halted when the new variable was not significant ($P > 0.01$). Improvement of the reduced model with each new selected variable was determined by a Monte Carlo permutation test with 999 randomisations. To reduce the cross-correlations among environmental variables and to avoid building an unreliable RDA model, we reduced the set of variables to ensure that no variable had a variance inflation factor larger than 10.

The significant environmental variables were divided into three sets: soil, climate and grazing and a partitioning of variance analysis was performed with RDA to evaluate the relative importance of each set as predictor variables (Bocard et al. 1992; Legendre and Legendre 1998). The question posed was what fraction of floristic variability was explained by climate, soil and grazing independently, and how much of this explained variation was shared among these different sets of variables. The fraction of the floristic matrix explained by each set of environmental variables was calculated considering the other sets of environmental variables as co-variables. This procedure has been termed partial RDA (Bocard et al. 1992).

Main dimensions and co-variation patterns of functional traits

Continuous functional traits were log-10 transformed before statistical analysis. Functional trait relationships and the main dimensions of trait variation were identified by ordination to assess trait variability and to identify the different plant trait combinations. Since the length of the extracted axes from a DCA ordination was < 3 s.d. units, we conducted a PCA ordination which assumes a linear variation of functional traits with the extracted axes (ter Braak and Šmilauer 1998).

Plant traits and environmental relationships

Plant traits were directly related to environmental variables when the three matrices (environment, species and traits) were analysed simultaneously, using the new version of the fourth-corner analysis proposed by Dray and Legendre (2008). In this version, quantitative data can be used in the species matrix. The analysis calculates the statistic S_{rlq} that measures the link between species traits (Q matrix) and environmental conditions (R matrix), mediated through the species matrix (L matrix). The link is measured by a Pearson correlation coefficient for two continuous variables, by a Pearson X^2 and G statistic for two categorical variables, and by a Pseudo-F and Pearson r for one continuous and one categorical variable. The significance of S_{rlq} calculated for each pair of environmental variable and plant trait can be tested using the permutation models presented in Dray and Legendre (2008). The environmental matrix was built with the significant variables in the forward stepwise RDA selection. Prior to analysis, the environmental matrix was standardised and species abundances and continuous plant trait variables were log-10 transformed. Only highly significant relationships (P value <0.01) were considered.

We used the permutation test model 5 proposed by Dry and Legendre (2008), where the columns and rows of the species matrix are permuted. The null model (H_0) is where species distributions among the sites are not related to site conditions or to the traits of the species. The alternative hypothesis (H_1) states that species distributions across the sites are related to species traits and/or that species assemblages are dependent on the environmental conditions (Dray and Legendre 2008). We used this permutation model as it is the only option that simultaneously deletes the link between L and Q and between L and R matrices in the null model.

Ordinations were made by using CANOCO 4.5 (ter Braak and Šmilauer 2002). Fourth-corner analysis and the permutation test were carried out by using the *fourth-corner* function available in the ADE4 package in R (R development Core Team 2009). Other statistical analyses were made using SPSS 15.

Results*Environmental variability and separation of environmental effects*

Significant environmental variables after forward step-wise RDA selection were: pH, N_{soil} , T_{cold} , T_{warm} , T_{range} , D_{snow} , D_{5C} and grazing damage (Table 3.4). The reduced RDA model built with these eight explanatory variables explained 53.3% of the total variation of the floristic matrix and was highly significant ($P=0.001$, Monte Carlo test of all constrained axes) (Table 3.4). The RDA ordination had three main axes of environmental variability. The first axis

extended from higher soil N and grazing disturbance conditions to long snow cover duration, and it separated plots between mountain ranges (Figure 3.3). The second axis was related to soil temperature in summer and the surrogate of water availability (i.e. T_{range}), and pH (Figure 3.3). We assumed high pH values to indicate less developed soil, since pH was negatively correlated with C_{soil} (Pearson correlation $r=0.988$, $P=0.000$) and thus with soil organic matter content. Warmer summer sites were drier and had more developed soils when compared with the colder summer sites. The growing season in warmer sites was longer, whereas the colder summer sites had shorter growing seasons.

The third axis of environmental variability (Figure 3.3) extended from long-duration snow cover and warmer winter soil conditions to earlier melting sites. In late melting sites the grazing disturbance was more important than at early melting sites (Figure 3.3, biplot axes 2 and 3). Early melting sites could have different summer temperature and soil development patterns related to the second axis of the model.

An analysis of the species distribution showed that most woody species, represented by creeping and cushion chamaephytes such as *Minuartia recurva*, *Dianthus gredensis* or *Thymus praecox*, were located at the colder summer sites. Species of lower altitudinal ranges such as *Cerastium ramosissimum*, *Rumex angiocarpus* and *Agrostis castellana* and the psychroxerophilous *Festuca curvifolia* appeared in warmer and drier summer situations (Figure 3.3). The cushion species *Silene ciliata* and *Jasione crispa* and species at lower altitudinal ranges which are frequent in grazing sites such as *Paronychia polygonifolia*, *Rumex acetosella* or *Agrostis castellana* were related to long-lasting snow conditions, while *Armeria caespitosa* and *Jurinea humilis* were related to early melting conditions (Figure 3.3).

The fraction of variation explained independently by each set of variables and the shared variation was always highly significant ($P<0.01$; Monte Carlo test of all constrained axes). Climate and soil explained most of the floristic variation (Figure 3.4), while the grazing factor had the least effect (Figure 3.4).

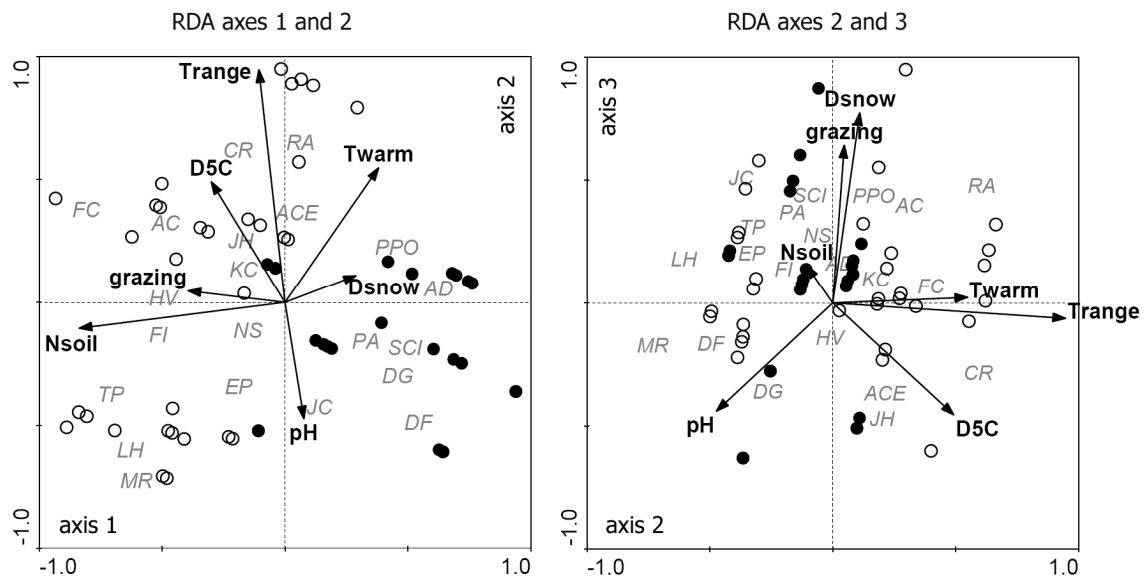


Figure 3.3. Species and site biplots of RDA for axes 1 and 2, and axes 2 and 3: Species abbreviations: AC, *Agrostis castellana*; ACE, *Armeria caespitosa*; AD, *Agrostis delicatula*; CR, *Cerastium ramosissimum*; DF, *Deschampsia flexuosa*; DG, *Dianthus gredensis*; EP, *Erysimum penyalarens*; FC, *Festuca curvifolia*; FI, *Festuca iberica*; HV, *Hieracium vahllei*; JC, *Jasione crispa*; JH, *Jurinea humilis*; KC, *Koeleria crassipes*; LH, *Luzula hispanica*; MR, *Minuartia recurva*; NS, *Nardus stricta*; PA, *Plantago alpina*; PPO, *Paronychia polygonifolia*; RA, *Rumex acetosella*; SCI, *Silene ciliata*; TP, *Thymus praecox*. Explanatory variable abbreviations are given in Table 3.2. Guadarrama range sampling plots (solid circles) and Gredos range sampling plots (open circles).

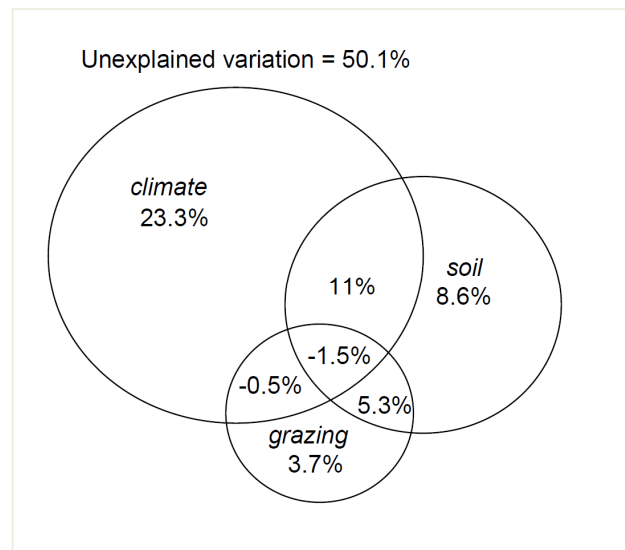


Figure 3.4. Partial reduced RDA model. Diagram shows the proportion of total variance in plant community composition explained by the three sets of environmental parameters (climate, soil and grazing). Significance of axes extracted after a Monte Carlo permutation test is $P < 0.01$. The negative value of the shared effect among grazing and climate factors indicated that the combined effects of these factors explained more floristic variation than the sum of their separate effects.

Table 3.4. Results of the forward step-wise RDA selection and reduced RDA model. In the forward stepwise RDA selection only significant selected variables were represented. *VE*, Variance explained; *F*, F-ratio statistic; *P*, significance level of variables after Monte Carlo test (999 randomisations); *VIF*, variance inflation factor. Reduced RDA model: $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ are the eigenvalues of the corresponding extracted axis. *TVE*, total variance explained by the reduced RDA model; *FI*, F-ratio; and *P*, significance of all extracted axes after Monte Carlo test (999 randomisations). Variable abbreviations are in Table 3.2.

Forward step-wise RDA selection					
Explanatory variables		VE	Monte Carlo test		VIF
			F	P	
Step 1	N _{soil}	0.17	14.64	0.002	1.92
Step 2	T _{range}	0.12	12.31	0.002	1.76
Step 3	T _{warm}	0.05	6.37	0.002	2.03
Step 4	D _{5C}	0.05	3.91	0.002	2.58
Step 5	pH	0.04	4.21	0.004	1.91
Step 6	grazing	0.04	4.45	0.002	1.48
Step 7	D _{snow}	0.03	5.67	0.002	1.91

Reduced RDA model					
λ_1	λ_2	λ_3	TVE	Monte Carlo test	
				F	P
0.226	0.128	0.058	0.498	19.86	0.002

Main dimensions and co-variation patterns of functional traits

PCA ordinations showed three main dimensions of plant trait variation in the species set studied (Figure 3.5). The first ordination axis explained 53.8% of the variance in the plant trait matrix and was related to L_{size} and other correlated traits such as height and lateral spread (Figure 3.5). Along this first axis we distinguished two different functional groups: woody plants, mostly cushion plants with small leaves and a horizontal growing pattern; and herb species (forbs and graminoids) with larger leaves, clonal reproduction and taller stature. The second ordination axis was related to S_{mass} variation (3.5) and comprised 18.3% of the variance in the trait matrix. Large-seeded plants showed higher LMA values (Figure 3.5). Finally, the third ordination axis comprised 12.0% of the variance and was connected to a set of related leaf traits, LDMC, LMA and $L_{nitrogen}$, considered good surrogates of photosynthetic leaf capacity (Shipley et al. 2005) and leaf economics (Wright et al. 2004; Shipley et al. 2006) (Figure 3.5). Species with different leaf economy strategies were present in both groups detected along the first ordination axis (Figure 3.5). Within small-leaved woody plants we observed species with lower $L_{nitrogen}$ and with heavier and denser leaves such as *Thymus praecox* and *Minuartia recurva*; and species with a higher $L_{nitrogen}$ and lighter leaves such as *Silene ciliata* and

Erysimum penylarensis (3.5). Both strategies were also represented within the group of large-leaved and herbaceous species. We observed species with low L_{nitrogen} and with denser and heavier leaves such as *Festuca curvifolia*, *Deschampsia flexuosa*, and species with the opposite leaf strategy with greater L_{nitrogen} values and lighter leaves such as *Agrostis castellana*, *Hieracium vahlii* and *Jurinea humilis* (Figure 3.5).

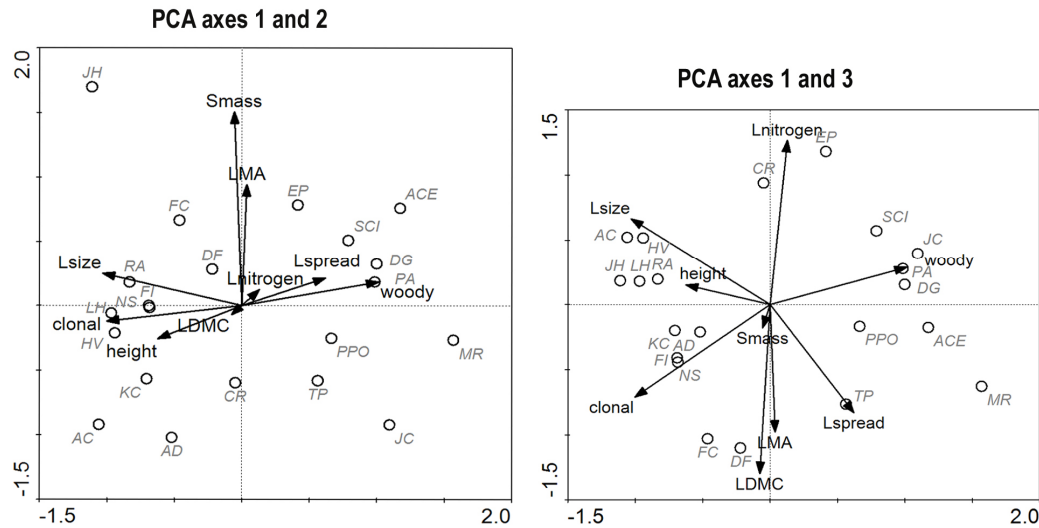


Figure 3.5. PCA biplots of species and plant species traits for axes 1 and 2 and axes 1 and 3. Species abbreviations: AC, *Agrostis castellana*; ACE, *Armeria caespitosa*; AD, *Agrostis delicatula*; CR, *Cerastium ramosissimum*; DF, *Deschampsia flexuosa*; DG, *Dianthus gredensis*; EP, *Erysimum penylarensis*; FC, *Festuca curvifolia*; FI, *Festuca iberica*; HV, *Hieracium vahlii*; JC, *Jasione crispa*; JH, *Jurinea humilis*; KC, *Koeleria crassipes*; LH, *Luzula hispanica*; MR, *Minuartia recurva*; NS, *Nardus stricta*; PA, *Plantago alpina*; PPO, *Paronychia polygonifolia*; RA, *Rumex acetosella*; SCI, *Silene ciliata*; TP, *Thymus praecox*. Plant trait abbreviations are given in Table 3.3.

Plant traits and environmental relationships

Fourth-corner analysis indicated significant relationships between most plant traits and environmental variables (Table 3.5). Species growing in warmer, drier soils were taller, having larger leaves with higher nitrogen content, and often herbaceous. Moreover, in drier soils plants had smaller LDMC values, their seeds were larger and they frequently had clonal reproduction. In colder summer soils, species were often woody and had a horizontal growing pattern. In long-lasting snow cover sites, species had smaller seeds, while species in sites with longer growing seasons were larger, with larger leaves with higher nitrogen content, often herbaceous, and had clonal reproduction. Species growing in sites with higher nitrogen availability were larger, whereas species living in poorly developed soils were lower in stature, and were often woody plants with horizontal growing patterns and smaller leaves with higher LDMC. The tallest growing species were those most frequently grazed ones.

Table 3.5. Summarised S_{riq} statistic values of the fourth-corner analysis relating environmental variables to plant traits. Significance of S_{riq} values have been calculated using the permutation test model 5 (999 permutations). Asterisks indicate the significance of P values, **, $P \leq 0.001$; *, $0.001 < P < 0.01$. Environmental variable abbreviations are shown in Table 3.2, and plant trait abbreviations in Table 3.3.

Traits	Environmental variables						
	T_{warm}	T_{range}	D_{snow}	D_{5C}	N_{soil}	pH	grazing
Height	0,142 **	0,121 **	-0,083	0,219 **	0,105 *	-0,11 *	0,105 *
L_{spread}	-0,178 **	-0,189 **	-0,067	-0,035	0,091	0,136 **	-0,006
Woodiness	-0,222 **	-0,26 **	0,043	-0,196 **	0,027	0,079	-0,017
LMA	-0,06	0,05	-0,068	0,035	0,06	0,011	-0,017
LDMC	-0,071	-0,103 *	-0,061	0,001	0,036	0,082 *	0,007
$L_{nitrogen}$	0,154 **	0,11 **	0,053	0,015	-0,077	-0,074	0,001
L_{size}	0,112 *	0,256 **	-0,032	0,161 **	0,035	-0,113 *	0,045
S_{mass}	0,018	0,094 *	-0,123 **	0,094	0,015	0,05	-0,054
Clonality	0,059	0,125 *	-0,057	0,136 **	0,068	-0,021	0,066

Discussion

In extra-tropical high-mountain ecosystems, snow cover strongly conditions the length of the growing season (Körner 2003). In our study area, the combination of environmental factors observed in the RDA results suggests that early melting sites were not necessarily those with the longest growing seasons since $D_{5^{\circ}\text{C}}$ and D_{snow} varied along an orthogonal axis. Some of the early melting sites (i.e. with low D_{snow} values) had low $D_{5^{\circ}\text{C}}$ values and were thus subjected to the coldest temperatures in spring and summer, whereas in other early melting sites, with higher $D_{5^{\circ}\text{C}}$ and T_{range} values, spring and summer were warmer and probably drier. Soil development indicated by pH variation was negatively correlated to temperatures, whereas the long duration of the snow cover did not appear to be negatively related to soil development. At the warmest sites, the expected lower soil water availability may not be enough to limit soil development when compared to the coldest sites. Finally snow cover duration was positively correlated to grazing damage, probably because snowbeds may provide fresh biomass during the summer, when the leaves of plants in surrounding communities are already senescent or scorched.

Despite the prevailing harsh conditions of high-mountain ecosystems and the reduced richness of the communities studied (with 21 representative species of the floristic composition of the communities), we observed contrasting combinations of functional traits related to the environmental variability of the sites in the study. The detection of different functional strategies was consistent with the diversity of niches and considerable species turnover on small spatial scales reported from other high-mountain ecosystems (e.g. Choler 2005 and Illa et al. 2006).

Relationships between functional traits and environmental variables suggest that the least favourable sites for resource acquisition and plant growth were sites with lower summer temperatures (T_{warm} 15.7 °C vs 20.2 °C in warmer sites), shorter growing seasons and poorly developed soils. On these sites the ecological strategies involved both plant form traits and leaf traits. Most were woody plants, and were thus species with lower turnover rates when compared to grasses (Eckstein et al. 1999). They had high lateral spread values that indicated flat forms. This growth habit makes them less prone to the effects of wind and allows them to retain warmth by acting as heat traps (Gauslaa 1984; Körner 2003). Their small leaf size reduces boundary layer resistance (Gates 1980) which prevents overheating on sunny days, and can reduce water loss (Parkhurst and Loucks 1972; Givnish 1987); it also allows them to build their canopy early due to the shorter expansion time required for small leaves (Moles and Westoby 2000) since the species considered do not have photosynthetic stems. Small leaf size also confers advantages for conserving resources, since small leaves do not require a major investment in supporting structures such as strong stems or leaf ribs (Niinemets et al. 2007), and they are less prone to mechanical damage (Dolph and Dilcher 1980). In less developed soils

leaves had higher LDMC, as expected, in response to low nutrient availability (Ryser 1996; Cunningham et al. 1999; Gross et al. 2007).

In contrast, at warmer summer sites with more developed soils, species showed traits related to rapid resource acquisition (i.e. larger plants with larger leaves, higher L_{nitrogen} and often herbaceous). These sites may provide more favourable conditions for temperature, and nutrient resources, but they often appeared to be drier. As the resource acquisition strategy of species living in drier sites was similar to those living in warmer sites (i.e. larger plants with larger leaves, higher L_{nitrogen} and often herbaceous but with higher LDMC values), we suggest that the thermal and nutrient advantages of warmer places may outweigh the potential negative effects caused by water deficit during the growing season. Thus a rapid resource acquisition strategy in plants living in drier sites could be enough to guarantee their development before their leaves turn dry. LDMC decrease and the increase in growing rates have been reported before by Ryser and Aeschliman (1999) as an alternative strategy to cope with short growing seasons, and in this case would explain the unexpected positive relationships between T_{range} and LDMC.

Although LMA and LDMC are widely considered to be good surrogates of plant resource acquisition strategies (Reich et al. 1997; Wilson et al. 1999; Westoby 1998), surprisingly few significant relationships were detected among these leaf traits and environmental factors. Both traits showed a broad variation within the species set, some species having high LMA and LDMC values (e.g. *Festuca curvifolia* 222.9 g m⁻² and 45.49% respectively; *Armeria caespitosa* 114.7 g m⁻² and 37.19% respectively). As most of the species considered in the study were deciduous, the resource conservation advantages conferred by high LMA and DMC values were not likely to be very evident in the species set analysed. Nevertheless, the positive correlation with S_{mass} of LMA and the negative relationship of LDMC with soil development indicated that high values of LMA and LDMC were related to a stress tolerance strategy (sensu Grime 1977), in accordance with observations reported for other mountain areas (Choler 2005; Gross et al. 2007).

Establishment strategies were summarised by clonal reproduction and S_{mass} , and both traits showed different combinations according to environmental factors. In drier sites species had clonal reproduction and larger seeds. In more snow-covered habitats species had smaller seeds while in sites with a longer snow-free season species had clonal reproduction. In drier sites, clonal reproduction may be important to enhance the likelihood of persistence after disturbance events (Grime et al. 2001; Cornelissen et al. 2003) that are possibly caused by more severe drought episodes. Moreover, in drier sites, larger seeds may enhance seedling establishment against drought hazards (Moles and Westoby 2004). In sites with longer snow-free season snow cover does not protect from freezing episodes early in spring, and therefore clonal reproduction may be important in coping with frost damage to plants and with

cryoturbation. Conversely, in late melting sites, the establishment strategy of small-seeded plants may be related to higher seed output (Westoby et al. 2002) rather than to the small size of the seed itself. Seed output is an important predictor of dispersal and establishment opportunities (Westoby et al. 2002) that may be relevant in snowbed habitats due to their patchy distribution and given that species in the study area commonly flower and fruit every year. In accordance with Giménez-Benavides et al. (2007) and García-Camacho and Escudero (2008), these results suggest the importance of water availability in establishment strategies in Mediterranean high-mountain ecosystems. The detection of establishment strategies related to S_{mass} agrees with previous evidence regarding the significance of seedling establishment in alpine and tundra ecosystems (e.g. Forbis 2003; Welling et al. 2005), as opposed to the traditional assumption that sexual reproduction plays a minimal role in the demography of alpine and tundra plants (Billings and Mooney 1968; Archibold 1984).

The positive relationship detected between S_{mass} and LMA could be driven by a common response to climatic hazards such as drought or frost damage. The other local combination of traits involved the association of height and lateral spread with leaf size and type of reproduction, and was probably due to the abundance of species with cushion-plant life forms (with low stature and compact morphology) which is a well-represented life form in high-mountain habitats (Halloy 1990; Pelissier et al. 2010).

Plant species strategies to cope with grazing disturbance were unclear since grazing damage only showed a relationship with plant height and not with other traits often related to grazing disturbance, such as seed size and clonality (McIntyre et al 1999, Díaz et al 2007). Generally plant height shows a relatively complex pattern of variation (Westoby et al 2002) and in the study area it may be strongly conditioned by the differences across species in their vegetative period. Since the PCA results of trait composition indicated that many of the species with a taller stature were graminoids, the strategy deployed to survive grazers may be related to the presence of a basal meristem –frequent in these life forms– rather than to height itself. However, we cannot rule out the fact that the relationship between height and grazing could reflect the preferences of grazers rather than plant strategies, since as is shown by the PCA results, some taller species have more palatable leaves, with higher L_{nitrogen} and lower LDMC values.

Conclusions

Although low temperatures and summer drought were expected to be the main environmental constraints for resource acquisition in plants, only species living in colder summer sites showed traits related to low resource acquisition strategies, while species on drier sites showed traits related to fast resource acquisition strategies. Therefore the results suggest

that despite the summer drought, which is characteristic of Mediterranean areas, resource acquisition could be mainly limited by low temperatures over the growing season rather than by water shortage. However, water shortage could represent an environmental constraint for species establishment in Mediterranean high-mountain communities, since clonality and seed mass were positively related to T_{range} . On the other hand, the weight of grazing disturbance as a constraint was unclear, although grazing affected community composition. Finally, for conservation purposes the study of trait composition in relation to environmental factors may be useful in assessing the vulnerability of species according to their functional traits in the face of future ecosystem changes and disturbances.

Acknowledgements

We thank the staff of the Cuenca Alta del Manzanares Nature Reserve, the Peñalara Nature Reserve, and the Gredos Nature Reserve for permission to work in these areas; the coordination team of the GLORIA project for the support provided; B. Cobaleda and L. Sanchez for help with the fieldwork. Thanks also to Dr. S. Elvira and Dr. V. Bermejo for help with leaf parameter measures, to Dr. Rubio for help in soil analysis and to Prudence Brooke-Turner for the English revision. This study was supported by the BIOALPI project [MICINN: CGL 2008-901/BOS] of the Spanish Ministry of Science and the pre-doctoral grant [FPU-2005-0999 to AGG] funding by the Spanish Ministry of Education.

Appendix 3.1

Table 3.6. Vascular plant taxa recorded in the study. Abbreviations: An: annual; Chc: cushion chamaephyte; Chcr: creeping chamaephyte; Pf: perennial forb; Pgr: perennial graminoid. Symbol sizes qualitatively indicate trait values: values within the 1st third of the range (·); the 2nd third (•) and the last third (●).

Taxa	Family	Life Form	Altitude range (m a.s.l.)	Height	Lateral spread	LMA	LDMC	Leaf size	Seed mass	Clonality	Woodiness
<i>Agrostis castellana</i> Boiss. & Reut	Poaceae	Pgr	1200-1800 (2400)	●	·	·	●	●	·	●	·
<i>Agrostis delicatula</i> Pourr. ex Lapeyr.	Poaceae	Pgr	1200-2400	·	·	·	●	·	·	●	·
<i>Armeria caespitosa</i> (Gómez Ortega) Boiss. in DC.	Plumbaginaceae	Chc	1800-2400	·	·	·	●	·	●	·	●
<i>Cerastium ramosissimum</i> Boiss	Caryophyllaceae	An	400-2400	●	·	·	·	·	·	·	·
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	Poaceae	Hc	1200-2400	·	●	·	●	·	·	●	·
<i>Dianthus gredensis</i> Pau ex Caball.	Caryophyllaceae	Chc	2100-2400	·	●	·	●	·	·	·	●
<i>Erysimum penyalarensense</i> (Pau) Polatschek	Brassicaceae	Pf	2100-2400	·	·	·	·	●	·	·	●
<i>Festuca curvifolia</i> Lag. ex Lange	Poaceae	Pgr	1800-2400	·	●	●	●	·	·	●	·
<i>Festuca iberica</i> (Hack.) K. Richt.	Poaceae	Pgr	1200-2400	●	·	·	●	●	·	●	·
<i>Hieracium vahlii</i> Froë in DC. subsp. <i>myriadenum</i> (Boiss. & Reuter) Zahn in Engler	Asteraceae	Pf	1800-2400	·	·	·	·	●	·	●	·
<i>Jasione crispa</i> (Pourr.) Samp. Subsp <i>centralis</i> (Rivas Mart.) Tutin	Campanulaceae	Chc	1800-2400	·	●	·	·	·	·	·	●
<i>Jurinea humilis</i> (Desf.) DC.	Asteraceae	Pf	1200-2400	·	·	·	·	●	●	●	·

Table 3.6. continued.

Taxa	Family	Life Form	Altitude range (m a.s.l.)	Height	Lateral spread	LMA	LDMC	Leaf size	Seed mass	Clonality	Woodiness
<i>Koeleria crassipes</i> Lange	Poaceae	Pgr	1200-2400	•	•	•	●	●	•	●	•
<i>Luzula hispanica</i> Chrtek & Krša	Juncaceae	Pgr	2100-2000	•	•	•	•	●	•	●	•
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell	Caryophyllaceae	Chc	2100-2400	•	●	•	●	•	•	•	●
<i>Nardus stricta</i> L.	Poaceae	Pgr	1200-2400	●	●	●	●	•	•	●	•
<i>Paronychia polygonifolia</i> (Vill.) DC.	Caryophyllaceae	Pf	1800-2400	•	•	•	•	•	•	•	●
<i>Plantago alpina</i> L.	Plantaginaceae	Chc	1800-2400	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Rumex acetosella</i> L. subsp. <i>angiocarpus</i> (Murb.) Murb.	Polygonaceae	Pf	1200-2400	•	•	•	•	●	•	●	•
<i>Silene ciliata</i> Pourret	Caryophyllaceae	Chc	1800-2400	•	•	•	•	•	•	•	●
<i>Thymus praecox</i> subsp. <i>britannicus</i> (Ronniger) Holub	Lamiaceae	Chcr	2100-2400	•	●	•	●	•	•	●	●

4. Efectos de la sequía estival en la comunidad microbiana del suelo

Publicación derivada de éste capítulo

Temporal microbial and plant biomass variation at the growing season in a Mediterranean high-mountain dry grassland

A. GUTIÉRREZ GIRÓN, A. RUBIO, R.G. GAVILÁN

Enviado a Soil Biology and Biochemistry

Variaciones temporales de la biomasa microbiana y vegetal durante el periodo vegetativo en pastizales psicroxerófilos de la alta montaña mediterránea.

Resumen

Antecedentes y objetivos: La dinámica temporal de la biomasa microbiana tiene un papel importante en los ciclos biogeoquímicos y el funcionamiento de los ecosistemas. En pastos de alta montaña Mediterránea es esperable que la sequía estival condicione cambios temporales en la microbiota edáfica. Con el objetivo de profundizar en el conocimiento del ciclo de carbono (C) en este ecosistema evaluamos los cambios temporales de la biomasa microbiana del suelo y sus relaciones con los cambios que se producen durante el periodo vegetativo en la humedad del suelo, la cantidad de C disuelto y la biomasa vegetal aérea y subterránea.

Métodos: Desde junio a septiembre durante dos años consecutivos, medimos la biomasa vegetal aérea y radicular, la biomasa microbiana, el C orgánico disuelto y el nitrógeno (N) total en suelos de pastos psicroxerófilos dominados por *Festuca curvifolia* Lange ex Lange. Las variaciones temporales fueron testadas mediante ANOVA de dos vías. Las relaciones entre la biomasa microbiana, la biomasa vegetal y los parámetros edáficos fueron valoradas mediante modelos de ecuaciones estructurales.

Resultados: Durante el periodo vegetativo la biomasa microbiana no mostró apenas variaciones mientras que el C orgánico disuelto disminuyó progresivamente. La biomasa vegetal aérea alcanzó su máximo valor en agosto coincidiendo con el mínimo en la humedad del suelo. La biomasa radicular disminuyó a lo largo del periodo vegetativo. Por otra parte las variaciones en la biomasa microbiana estaban directamente relacionados con la humedad del suelo (relación negativa) y con el contenido total de N (relación positiva). Además la biomasa microbiana y el C orgánico disuelto del suelo estaban negativamente correlacionados. Los efectos de la biomasa vegetal en la biomasa microbiana eran mediados por la biomasa de raíces finas que indirectamente afectaba a la microbiota a través de sus efectos positivos en el contenido de C orgánico y N total del suelo.

Conclusiones: La dinámica temporal de la biomasa microbiana durante el periodo vegetativo parece ser diferente a la observada anteriormente en otras comunidades de alta montaña y sugiere que la microbiota en los suelos de estos pastos resiste la sequía estival. Durante el periodo seco la biomasa microbiana podría desempeñar un papel alternativo en la conservación del C orgánico del suelo. Finalmente las diferencias interanuales observadas reflejan otras escalas de variación temporal en la dinámica microbiana y de la biomasa vegetal, que podrían deberse a la variabilidad interanual en la humedad del suelo.

Temporal variation in microbial and plant biomass in the growing season in a Mediterranean high-mountain dry grassland.

Abstract

Background and aims: Temporal dynamics of microbial biomass are relevant to biogeochemical cycling and ecosystem functioning. In Mediterranean high-mountain ecosystems, summer drought is likely to affect temporal microbial dynamics. We assessed the temporal changes on microbial biomass in relation to changes in soil moisture, dissolved organic carbon and plant biomass during the growing season in a Mediterranean high-mountain grassland.

Methods: Temporal variations were tested by two-way ANOVA. The relationships among microbial biomass, plant biomass, soil water content, soil organic carbon, dissolved organic carbon and total soil nitrogen during the growing season were assessed by means of structural equation modeling.

Results: Microbial biomass did not show great variation, while dissolved organic carbon and root biomass decreased throughout the growing season. Aboveground plant biomass peaked in the middle of the growing season, when soil water content was at its minimum. Soil water content directly and negatively affected soil microbial biomass, and positively affected dissolved organic carbon. Moreover soil microbial biomass and dissolved organic carbon were negatively related. Plant biomass effects on soil microbial biomass were driven by root biomass, which indirectly affected soil microbial biomass through effects on soil organic carbon and soil nitrogen.

Conclusions: The temporal dynamic of microbial biomass during the growing season appeared to differ from previous observations in temperate alpine communities, and indicated the drought resistance of the microbial community during the growing season in Mediterranean high-mountain grasslands. During the dry period, microbial biomass may play an alternative role in soil carbon conservation.

Introduction

The soil microbial community plays an important role in biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems since they are the organisms responsible for a major part of the mineralization of soil organic matter (Bardgett 2008). Those communities mainly constituted of fungi and bacteria (Wardle et al. 2004), show large spatial and temporal variations with regard to their abundance (Lipson and Monson 1998; Wardle 1998; Bekku et al. 2004; Bardgett et al. 2002) and their composition (Lipson et al. 2002; Schadt et al. 2003; Lipson 2007). These changes are related to variations in abiotic factors such as soil temperature (Wardle 1998; Lipson et al. 2000), soil moisture (Wardle and Parkinson 1990; Milchensen et al. 2004; Kandeler and Bohm 1996; Schimel et al. 1999; Fisk et al. 1998), and nutrient availability (Wardle 1998; Fisk et al. 1998; Lipson et al. 1999; Lipson et al. 2000); but also to biotic factors such as plant nutrient competition (Zak et al. 1990; Jaeger et al. 1999; Bardgett et al. 2002) and plant-microbe mutualism (Wardle 2004). Likewise, changes in microbial biomass affect the turnover of organic matter and the rate of nutrient cycling in soils, and the availability of these nutrients for plants (Ross et al. 1995; Corre et al. 2002; Bardgett et al. 2002). Changes in microbial biomass thus strongly affect ecosystem functioning and productivity (Wardle 1998; van der Heijden et al. 2008).

Microbial biomass shows large temporal variation particularly in alpine and arctic soils, since soil conditions change sharply with the seasons (Wardle 1998). The microbial community is almost completely renewed after the snow melting season (Lipson and Monson 1998; Lipson et al. 2002), and its composition and biomass also change throughout the winter (Schadt et al. 2003). In winter, soil temperature conditions relating to snow cover, freeze-thaw events and carbon (C) availability have been described as the most important factors determining microbial community changes (Schimel and Clein 1996; Brooks et al. 1998; Lipson et al. 2000); whereas during the growing season, the microbial community shows variations that are mainly related to nutrient partitioning between plants and microorganisms (Jaeger et al. 1999; Bardgett et al. 2002).

Mediterranean high-mountain ecosystems are subject to summer drought, and this poses an additional ecological constraint, since although warm temperature conditions should favor biological activity, water availability is limited, and thus the growing season may end in the middle of the summer with the onset of the drought. Soil moisture can affect microbial communities in different ways. Water shortage may reduce microbial activity (Orchard and Cook 1983; Schimel et al. 1999), and in drier episodes may cause the death of less resistant microbial populations (Van Gestel et al. 1993), and the subsequent reduction of soil microbial biomass (Sparling and Ross 1988; Schimel et al. 1999). Additionally, soil moisture plays a key

role in regulating dissolved organic C (Neff and Asner 2001), which is an important substrate for microorganism growth (Jandl and Sollins 1997, Smolander and Kitunen 2002). Finally, soil moisture affects plant activity and may therefore influence plant-microorganism interactions. However, under the Mediterranean climate, soils are poor in nutrients, and summer drought is an intrinsic constraint in the function of these ecosystems. We could therefore expect that a part of the microbial community might be drought resistant and play an alternative role in nutrient conservation in these nutrient-poor soils (Wardle et al. 1992; Jonasson et al. 1999). The resistance of the microbial community to drought would prevent nutrient release when both microbial and plant activity are sharply reduced, and there should thus be no nutrient demand in the ecosystem. Nevertheless, drought resistance is expensive in energetic terms for microorganisms (Schimel et al. 2007), and it may involve competition with plants for resources during spring. Thus, in Mediterranean high-mountain grasslands, drought periods may determine a different temporal dynamic of the microbial biomass from those observed in temperate alpine ecosystems (e.g. Jaeger et al. 1999; Bardgett et al. 2002).

Despite the major role of soil microbial communities in biogeochemical cycling and ecosystem functioning, little is known about the temporal patterns of soil microbial biomass and their relationship with changes in water and C availability and plant biomass in Mediterranean high-mountain ecosystems. Understanding changes in microbial biomass during this period is also relevant when assessing future impacts on C cycling on these threatened ecosystems in a context of global change (Schröter et al. 2005, Engler et al. 2011). In order to gain a better understanding of the C cycle on this high-mountain grassland, we 1) assessed temporal changes in microbial biomass, dissolved organic C and plant biomass (aboveground plant biomass and root biomass) during the growing season; and 2) explored the simultaneous influences of soil water content, soil organic C, dissolved organic C, soil nitrogen and plant biomass on microbial biomass by means of structural equation modeling. We hypothesized that microbial biomass would not show relevant variation during the drought period (Michelsen et al. 2004), and that water shortage would decrease dissolved organic C (Neff and Asner 2001). Moreover since the growing season in these areas is curtailed by the summer drought, resource partitioning between microorganisms and plants –which has been suggested in other high-mountain areas (Jaeger et al. 1998; Bardgett et al. 2002)– seems unlikely. Furthermore, we expected changes in microbial biomass to be weakly related to seasonal changes in plant biomass during the growing season. However plant biomass could indirectly affect microbial biomass through effects on soil C and soil nitrogen content.

Materials and Methods

Study site

The study was carried out in the Sierra de Guadarrama (40° 47' N, 3° 57' W), a mountain range located in Central Spain. We sampled in a cold dry grassland community of *Hieracio myradenii-Festucetum curvifoliae*. This plant community consists of a short dry perennial grassland dominated by *Festuca curvifolia* Lag. ex Lange, accompanied by some cushion plants and forbs, and represents the potential natural vegetation of high-altitude areas (from 2100 to 2400 m a.s.l.) in the Sierra de Guadarrama. These ecosystems may be under snow cover from late October to mid April; however the duration of the snow cover varies widely each year as a consequence of the characteristics of the Mediterranean climate, and often has a discontinuous duration during the winter owing to snow depth and wind intensity. *Festuca curvifolia* grasslands are therefore submitted to short growing seasons due to low winter temperatures, strong winds, and a dry period in summer.

The soils at the site are Cryumbreths (Hoyos et al. 1980) with 21.8 to 105.5 mg C g⁻¹ soil; 2.03 to 8.33 mg N g⁻¹ soil and C:N ranges from 9.8 to 14.2. In the study area above 2200 m a.s.l., the annual average soil temperature measured at 10 cm depth ranges from 5.8 to 7.7 °C.

Sampling collection

We sampled during summer 2007 and 2008 from early June to early September at three plots of 10 x 10 m² situated at 2200 m a.s.l., and dominated by *Festuca curvifolia* grassland. Inside each 10 x 10 m² plot, six aboveground plant biomass samples were randomly collected in four months each year (18 samples per month, 72 samples per year). Aboveground biomass was taken by cutting 10 x 10 cm² turves of grass that were kept frozen until processing. Inside each 10 x 10 m² plot, six soil blocks of 10 x 10 x 10 cm³ were taken from below the aboveground plant biomass samples. Soil blocks were collected at the beginning, in the middle and at the end of the growing season (18 samples per month, 54 samples per year). Roots were removed by hand from each soil block and frozen until processing. Prior to chemical analysis, samples were passed through a 2 mm sieve. For the microbial measurement of biomass and dissolved organic C, samples were preserved frozen at -20 °C until determination.

Plant and microbial biomass measurements

Aboveground plant biomass samples were oven-dried at 65° C to constant weight to determine aboveground biomass (hereafter ABG biomass, g m⁻²). As fine roots represent almost the total root biomass in grassland vegetation (Stanton 1988), and as they are the main source of C acquired in terrestrial ecosystems (Nadelhoffer and Raich 1992; Hendricks et al. 1993), in this study we only considered fine root biomass. Fine roots (< 2 mm) were separated and washed in the laboratory, then oven-dried at 65 °C to constant weight to determine fine root biomass (hereafter FR biomass, g m⁻²).

Soil microbial biomass (hereafter SM biomass) was measured by the fumigation-extraction method (Brookes et al. 1985; Vance et al. 1987). Soil samples (10 g fresh weight) were extracted in 50 ml 0.5M K₂SO₄ for 30 minutes on an automatic shaker. Simultaneously with the extraction, another sub-sample (10 g fresh weight) was fumigated with CHCl₃ for 24 h at 25 °C to provoke the lyses of the microbial cells and release microbial C. Because cells are less affected by chloroform in dry soil microorganisms (Sparling and West 1989), we rewetted the driest soil samples to 25% of their gravimetric soil water content immediately before fumigation, as recommended by Sparling and West (1989). Fumigated samples were then extracted similarly to unfumigated samples. C was determined in extracts using a Total Organic Carbon Analyzer TOC 5000A (Shimadzu, Kyoto, Japan). Microbial C flush (difference in extractable C between unfumigated and fumigated samples) was converted to SM biomass (μg C g⁻¹ soil dw) using a K_{ec} factor of 0.35 (Sparling et al. 1990).

Soil measurements

Total soil organic C (hereafter SOC, mg C g⁻¹ soil dw) was measured using a Total Organic Carbon Analyzer TOC 5000A (Shimadzu, Kyoto, Japan). Total soil nitrogen (hereafter N_{soil}, mg g⁻¹ soil dw) was determined by the Kjeldahl method, followed by determination of NH₄⁺-N in distillate by titration (SM 702 Trinitro, Metrhohm AG, Switzerland) (Kandeler 1995). Dissolved organic C in soil (hereafter DOC, μg C g⁻¹ soil dw) was determined as with the extracted C of the unfumigated samples. Water soil content (SWC, % g g⁻¹ soil dw) was determined gravimetrically by drying 2-3 g of fresh soil at 105° C during 24 h.

To calculate soil temperature variation in the study area during 2007 and 2008 we used the soil temperature data recorded by 16 temperature data-loggers buried at 10 cm depth in two mountain summits in the study area. These temperature data-loggers were set following the GLORIA project protocol (Pauli et al. 2004) at 2,200 and 2,280 m a.s.l.

Statistical analysis

Normality and homogeneity of variances was checked for all data, and meet the assumptions. A two-way ANOVA was used to test the differences throughout the growing season and the annual variation of ABG biomass, FR biomass, SM biomass and DOC. When interaction between date and year was not significant, Tukey's multiple comparison test was used to detect differences between months during the growing season, considering both years together. Student's T test was used to test for differences between years of soil water content and soil temperature.

Structural equation modeling (SEM) was used to test the combination of factors that best predicted microbial biomass during the growing season. SEM is a multivariate statistical method that allows the analysis of causal relationships represented in a path diagram (Shipley 1999; Malaeb et al. 2000). The path diagram proposed is based on an *a priori* hypotheses of causal links among variables (Shipley 1999; Malaeb et al. 2000). In the model proposed in this study (Figure 4.1) we hypothesized that SM biomass would be directly affected by SWC, SOC and N_{soil} . We also expected that the ABG biomass and FR biomass would indirectly affect the SM biomass through effects on SOC and N_{soil} . Specifically we expected the strongest effects in the FR biomass, since it is the main source of C acquired in ecosystems (Nadelhoffer and Raich 1992; Hendricks et al. 1993). As root exudates can be a source of assimilable C for microorganism growth (Wardle 2002; Bardgett et al. 2005), and as plants can also compete through their roots with soil microorganisms for organic and inorganic nutrient sources (Kaye and Hart 1997; Lipson and Moonson 1998; Bardgett et al. 2003), we expected FR biomass to directly affect SM biomass and to indirectly affect SM biomass through effects on DOC. Additional effects of SWC on the study system were expected on plant biomass (ABG biomass and FR biomass) and on DOC (Neff and Asner 2001). Moreover SOC was expected to enhance SWC (Hudson 1994). On the other hand, since DOC has a dual role as both a substrate (Jandl and Sollins 1997; Smolander and Kitunen 2002) and byproduct of microbial activity (Qualls and Haines 1992), the direction of causality is difficult to establish *a priori*; and we therefore modeled this relationship as a correlation (Mitchell 1993). Similarly we proposed relationships of correlation between ABG biomass and FR biomass deriving from the partitioning of biomass resources (Poorter and Nagel 2000), and between N_{soil} and SOC.

The relative effect of one variable on other was then evaluated through the estimation of standardized path coefficients. These coefficients are equivalent to standardized partial regression coefficients. To calculate them we used the maximum likelihood method, which is recommended for small sampling sizes (Iriondo et al. 2003). The significance of coefficients was tested by means of the multivariate Wald test. Finally we tested whether the initial hypothesis fits the data by means of goodness-of-fit χ^2 test. A non-significant χ^2 indicates that

the model fits the data. Additionally we also considered the goodness-of-fit index (GFI) and Bentler and Bonett's normed-fit index (NFI). GFI and NFI values higher than 0.9 indicate a good fit of the model (Betler 1989). SEM analysis was carried out using AMOS v16 (SPSS, Chicago). We considered both years together to see whether the effects were consistent in time (Albert et al. 2001). We started from a saturated model with all relationships proposed before. Then in an iterative process we removed the non-significant paths and rejected the models with a poor fit, until we arrived at a model giving the best fit while still maintaining a plausible causality basis (Figure 4.3).

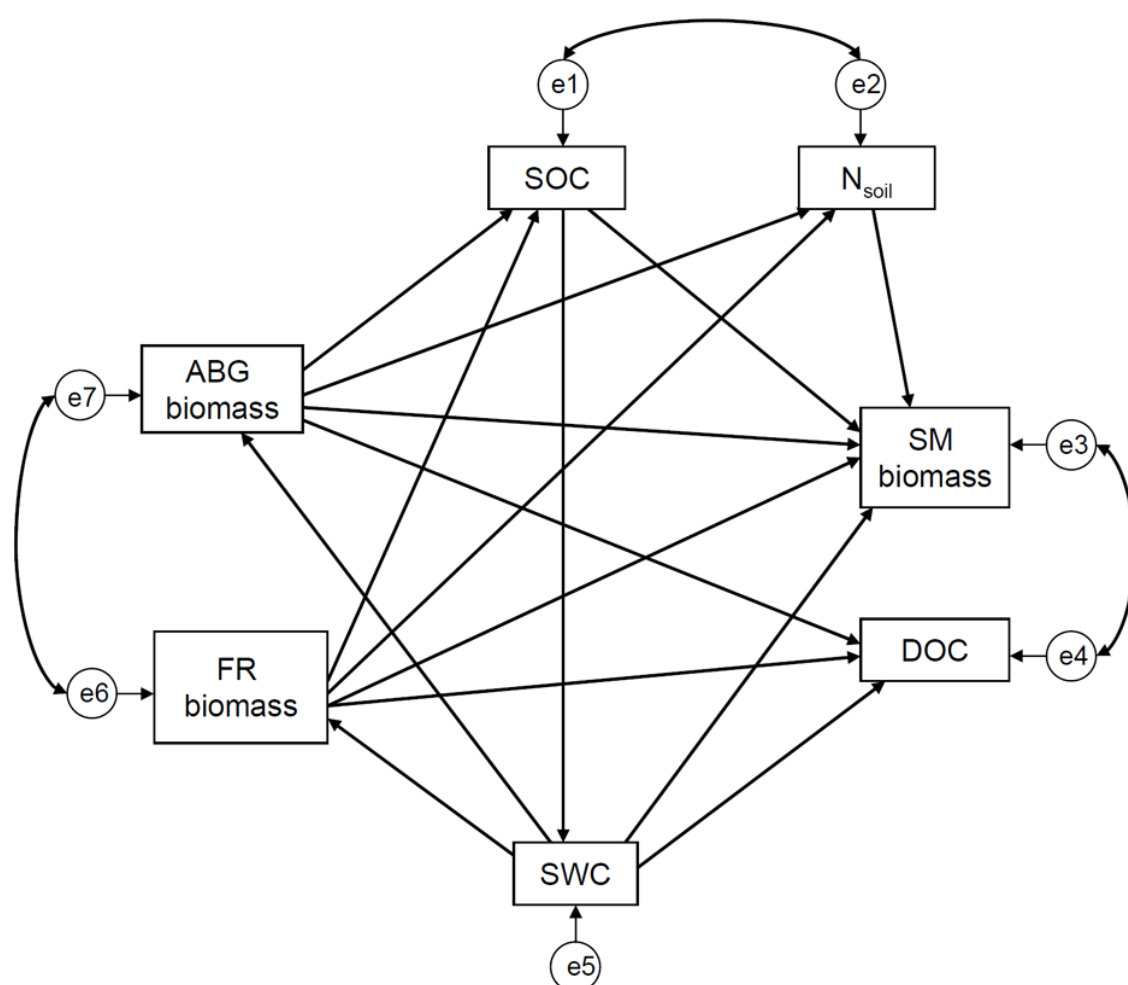


Figure 4.1. Path diagram of all hypothesized causal relationships and correlations in the study system. Rectangles represent observed variables. Circles indicate error terms (e1-e7). Single-headed arrows indicate causal relationships and double-headed arrows indicate correlations.

Results

Temporal variation

We observed significant variations in most of the aboveground and belowground parameters during the growing season (Table 4.1 and Figure 4.2). ABG biomass, total and FR biomass and DOC varied significantly during the growing season (Figure 4.2); however SM biomass did not show evidence of seasonal changes during the growing season (Table 4.1), although it had marginally lower values in June (Figure 4.2). The average value of SM biomass observed in the study area was $1576 \pm 72 \mu\text{g C g}^{-1}$ soil. DOC was highest at the beginning of the season in June ($719 \pm 48 \mu\text{g C g}^{-1}$ soil), coinciding with the lowest value of SM biomass, and decreased during the summer to its lowest value in August ($398 \pm 22 \mu\text{g C g}^{-1}$ soil) and September ($457 \pm 20 \mu\text{g g}^{-1}$ soil) (Figure 4.2). ABG biomass peaked at $675 \pm 25 \text{ g m}^{-2}$ in August, followed by a decrease in September to $545 \pm 22 \text{ g m}^{-2}$ (Figure 4.2). FR biomass showed its highest values in August ($641 \pm 34 \text{ g m}^{-2}$) and decreased to its lowest values in September ($509 \pm 24 \text{ g m}^{-2}$) (Figure 4.2).

Differences between years were significant for all variables (Table 4.1). FR biomass showed higher values in 2007 ($628 \pm 29 \text{ g m}^{-2}$), while ABG biomass, SM biomass and DOC showed higher values in 2008 (Table 4.1).

SWC varied greatly from June to October (Figure 4.3), and had its minimum in August 2007 and September 2008 ($3.36 \pm 0.17 \%$ and $4.77 \pm 0.46 \%$ respectively). Moreover SWC showed annual differences and was significantly higher in summer 2008 (Table 4.2). Annual average soil temperature did not show significant differences between the years (Figure 4.3), nor were there any annual differences in seasonal average soil temperatures (Table 4.2).

Table 4.1. Monthly and yearly effects on plant biomass (ABG biomass and FR biomass), SM biomass and DOC tested by two-way ANOVA. Mean and SE values in parentheses for both years are given at the right of the table. For ABG biomass values $n=72$ per year; for FR biomass, SM biomass and DOC values $n=54$. Differences between months are indicated in Figure 4.2.

	month		year		year x month		Mean (SE)	
	F	p	F	p	F	P	2007	2008
ABG biomass (g m^{-2})	6.22	<0.01	6.20	<0.05	1.62	ns	566 (22)	627 (19)
FR biomass (g m^{-2})	4.70	<0.05	5.60	<0.05	1.58	ns	628 (29)	540 (26)
SM biomass ($\mu\text{g C g}^{-1}$ soil dw)	3.71	<0.1	4.27	<0.05	0.46	ns	1431 (73)	1735 (125)
DOC ($\mu\text{g C g}^{-1}$ soil dw)	31.92	<0.001	6.46	<0.05	2.14	ns	471 (35)	551 (24)

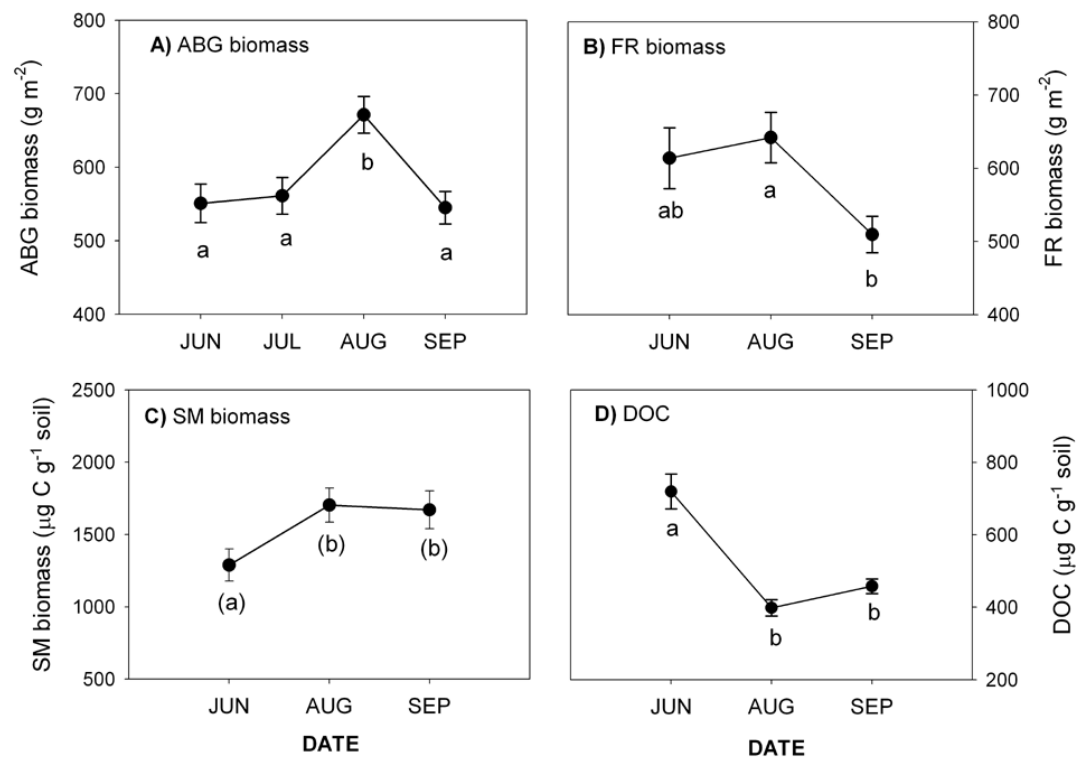


Figure 4.2. Seasonal variation in plant biomass (ABG biomass and FR biomass), SM biomass and DOC. Values of both years are represented together since ANOVA results did not show significant interaction between month and year (Table 4.1). Error bars indicate means \pm SE ($n=32$). Values with the same letter are not significantly different at the $P<0.05$ level. Letters in parentheses indicate marginally significant differences ($P < 0.1$ level).

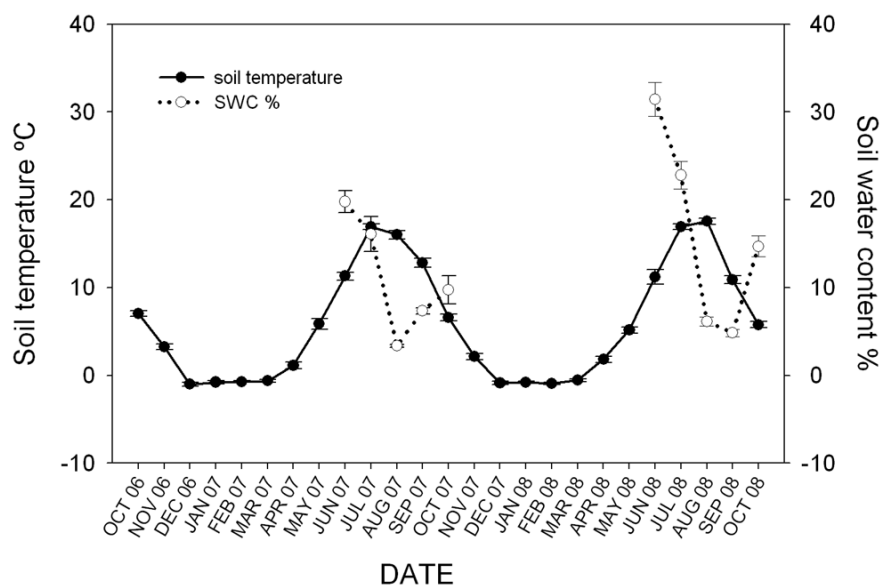


Figure 4.3. Soil temperature and SWC values in 2007 and 2008. Error bars indicate monthly means \pm SE ($n=18$ for soil water content and $n=8$ for temperature values).

Table 4.2. Comparisons of soil temperatures and soil water content between years. Mean and SE values in parentheses for both years are given at the right of the table. For soil temperature values $n=8$ per year; for soil water content values $n=90$ per year.

	t	p	2007	2008
T annual °C	0.451	0.66	5.93 (0.27)	5.76 (0.25)
T spring °C	-0.206	0.84	6.17 (0.16)	6.23 (0.27)
T summer °C	0.107	0.92	15.43 (0.37)	15.37 (0.40)
T autumn °C	1.395	0.19	2.72 (0.38)	2.13 (0.18)
T winter °C	0.276	0.79	-0.62 (0.20)	-0.70 (0.21)
SWC %	-1.261	0.01	11.4 (0.86)	16.5 (1.27)

SEM analysis

The model created with SEM analysis (Figure 4.4) showed a good fit to the data, as indicated by the non-significant X^2 value ($X^2=11.03$, $P=0.200$) and by the values of GFI and NIF, which were over 0.9 (0.970 and 0.977 respectively). The model shows that SWC and N_{soil} directly affected SM biomass and that the effect of N_{soil} on SM biomass was positive and stronger than the unexpected negative effect of SWC on SM biomass. Moreover the model supported a negative correlation between SM biomass and DOC, and a strong positive correlation between N_{soil} and SOC. The effects of SOC on SM biomass were indirect, through the positive effects on DOC. The effects of plant biomass on SM biomass were driven by FR biomass, which indirectly affected SM biomass through its influence on SOC and N_{soil} . However, we did not detect any effects of ABG biomass on either SOC or N_{soil} . Finally SWC did not affect either FR biomass or ABG biomass.

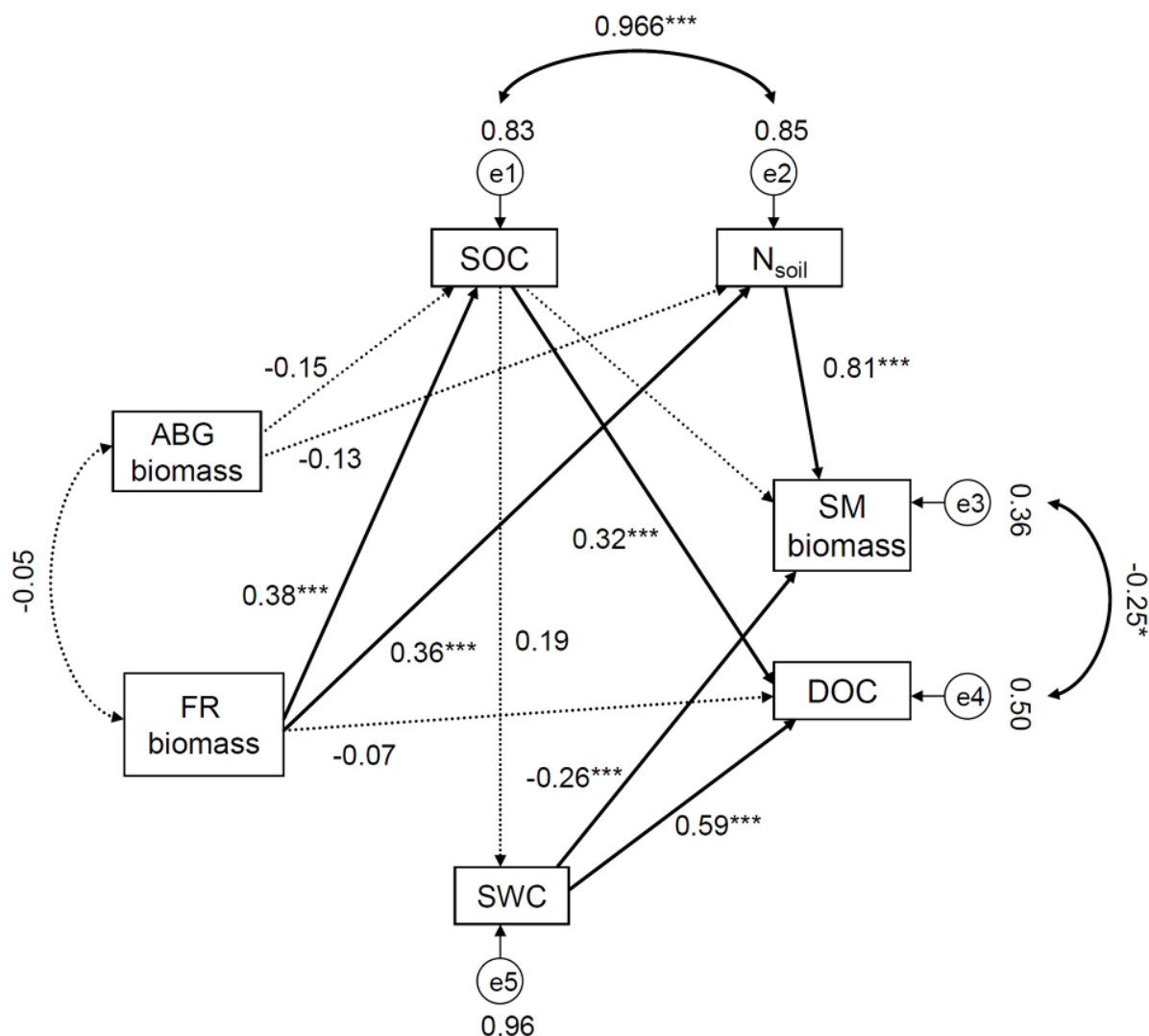


Figure 4.4. Result from SEM on the drivers of SM biomass during the growing season ($n=108$). Circles indicate error terms. Single-headed arrows indicate causal relationships whereas double-headed arrows indicate correlation between variables or error terms. Continuous arrows indicate significant relationships. Discontinuous arrows indicate the non-significant relationships that were included in order to obtain the most conservative model. Numbers near the paths indicate standardized path coefficients. Asterisks indicate the significance P value of path coefficients (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$). Goodness of fit of the model: $\chi^2 = 11,027$, $df = 8$, $P = 0.200$; NFI=0.977; GFI=0.970.

Discussion

In Mediterranean areas, the summer drought is a main driver of the ecosystems functioning. As we hypothesized, the results indicated that in the study area the soil microbial community withstood the dry period without a decrease in biomass. This is consistent with Chen and Alexander (1973) and Griffiths et al. (2003), who reported evidence of resistance to water shortage by the soil microbial community. Indeed, the high and constant values of SM biomass in August and September when compared to others reported in alpine and arctic areas (Bardgett et al. 2002; Bekku et al. 2004) suggest that microbes might play a role in C retention during the dry period (Singh et al. 1989; Michelsen et al. 2004), when plant and microbial activity is assumed to be low. By contrast, the negative effects of SWC on SM biomass observed in the SEM model may indicate a SM biomass turnover when soils are wet, at the beginning of the growing season, which could contribute to enhancing DOC in June. These phenomena have been reported in dry tropical ecosystems during the wet season by Raghubansi (1991) and Michelsen et al. (2004). Nevertheless, the SEM results show that the amount of labile C observed in June is mainly conditioned by the direct effect of SWC on DOC as predicted by Neff and Asner (2001). The subsequent decrease in DOC during the growing season and the negative correlation with SM biomass may indicate a consumption of DOC by microorganisms (Cook and Allan 1992; Jandl and Sollins 1997) until soils turn dry, but which does not manifestly enhance SM biomass. The high energy cost of drought resistance for microorganisms (Schimel et al. 2007) may be related to the weak increase observed in the SM biomass.

On the other hand, the strong positive effect of N_{soil} on SM biomass observed in the SEM model supports the assertion that SM biomass is strongly controlled by N (Zak et al. 1990; Zhang and Zak 1998; Jingguo and Bakken 1997). However, it is important to note that in this study we did not assess seasonal changes in N availability, and the SEM results indicate an overall relationship without any temporal pattern.

The results confirm the important contribution of roots to soil organic matter in high-mountain ecosystems (Hitz et al. 2001; Loya et al. 2004). However, our observations did not support the alternative effects of plants on SM biomass mediated by the direct effect of FR biomass on DOC, such as the release of C through root exudates, or competition with the microbial community for nutrients. Nevertheless, we cannot rule out these alternative relationships, since they are driven by living roots; and the measurements of FR biomass included both dead and living fine roots.

The insignificant contribution of ABG biomass to soil organic matter may be related to the prevailing windy conditions in high-mountain ecosystems that prevent litter accumulation. Furthermore, the failure to detect a relationship between ABG biomass and FR biomass was

unexpected, and we suggest that this may be caused by their different seasonal changes. Different temporal changes in ABG biomass and root biomass during the growing season have been reported previously in mountain grasslands (García-Pausas et al. 2011; Ram et al. 1989; Fisk et al. 1989). Moreover, we did not detect a relationship between ABG biomass and FR biomass and SWC. Although it is reasonable to assume that soil water shortage strongly reduces plant activity during the dry period, and may therefore affect plant biomass, the failure to detect any effect SWC on plant biomass suggests that other factors may be driving plant biomass changes, at least during the wettest part of the season. Alternative drivers of changes in plant biomass may include the temperature conditions until the dry period, since low temperatures limit plant activity in high-mountain areas (Körner 2003); and plant biomass allocation to aboveground organs during the wet period of the growing season (Bell et al. 1979; Porter and Nagel 2000).

In contrast to the findings observed in other high-mountain plant communities (Bardgett et al. 2002, Fisk et al. 1998), SM biomass and DOC dynamics in the study area did not suggest a resource partitioning during the growing season, since the decrease in DOC occurs simultaneously with the increase in ABG biomass, and SM biomass showed constant values instead of alternating peaks with the ABG biomass that reported Bardgett et al. (2002). Therefore, we suggest that during the first part of the summer when soils are still moist, plants and microbes may be competing for resources (Rhagubansi 1991; Lipson and Monson 1998, Michelsen et al. 2004).

The annual differences in SM biomass, DOC and plant biomass may be related to inter-annual variations in precipitation (Liu et al. 2009), which is common under Mediterranean climate conditions. Soil water content was much higher in 2008 and may favor greater SM biomass and ABG biomass, since biological activity is mainly limited by water availability in Mediterranean areas. Furthermore, higher SWC would enhance DOC in the wettest year. In contrast, FR biomass showed the opposite trend, and was higher in the driest year. This fact may be related to biomass partitioning (Poorter and Nagel 2000); a greater investment in root biomass in drier years (Rodrigues et al. 1995; Milchunas and Lauenroth 2001) could enhance the water acquisition necessary for plant growth. The contradiction between this tentative explanation for differences in inter-annual biomass and the SWC effects revealed by the SEM model could be explained by the fact that above and belowground biomass dynamics are subjected to a hierarchy of temporal scales (Bardgett et al. 2005; Hui and Jackson 2006), and therefore the relationships observed during the growing season are not necessarily similar to those observed when different years are compared.

Conclusions

In the Mediterranean high-mountain grasslands in this study, the soil microbial community appeared to withstand the summer drought without any decrease in biomass. The SM biomass dynamic during the growing season was quite different from previous observations in temperate high-mountain communities (e.g. Jaeger et al. 1999; Bardgett et al. 2002) and it seems to be driven by important SWC variations during this period. This particular dynamic suggests a dual role of the SM biomass as both as a source and sink of C throughout the growing season, similar to that proposed in nutrient-poor ecosystems (Wardle 1992; Jonasson et al. 1999). During the first part of the growing season when soils are wet, SM biomass turnover may increase C availability in soil; whereas during the dry period when plant and microbial activity is unlikely, SM biomass may play an alternative role in C and nutrient conservation. Inter-annual differences may reflect other temporal scales of the microbial and plant biomass dynamics related to the inter-annual variability of SWC.

Acknowledgements

We thank the staff of the Cuenca Alta del Manzanares Nature Reserve for permission to work in this area. We thank Beatriz Ortiz and Dr. Paz Andrés for help with soil analysis, and Prudence Brooke-Turner for the English revision. This study was supported financially by the projects CGL 2008-901/BOS and AGL2010-16862/FOR, of the Spanish Ministry of Science and the pre-doctoral grant FPU-2005-0999 to AGG, funded by the Spanish Ministry of Education.

5. Variaciones altitudinales en la descomposición de la materia orgánica del suelo

Manuscrito derivado de éste capítulo

*Altitudinal shifts of soil organic matter decomposition in Mediterranean high-mountain soils:
temperature sensitivity, carbon availability and vegetation effects*

Variaciones altitudinales en la descomposición de la materia orgánica del suelo: efectos de la temperatura, de la disponibilidad de carbono y de la vegetación.

Resumen

Antecedentes y objetivos: El conocimiento sobre la descomposición de la materia orgánica del suelo en ecosistemas de alta montaña mediterránea es reducido. El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos del aumento de las temperaturas, la disponibilidad de una fuente de carbono (C) fácilmente asimilable y los efectos de la vegetación en la descomposición de la materia orgánica en suelos de la alta montaña Mediterránea.

Métodos: A lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Guadarrama (desde 2100 a 2380 m de altitud) determinamos las variaciones del contenido en C orgánico y nitrógeno (N) total del suelo, C orgánico disuelto y C microbiano. También determinamos la variación altitudinal de la actividad microbiana (midiendo tasas de respiración microbiana basal e inducida), la sensibilidad de la actividad microbiana al incremento de temperatura y la disponibilidad de una fuente de C para la actividad microbiana. Además y testamos las relaciones entre estos parámetros. Por último también fueron identificadas las diferencias en los parámetros anteriormente considerados entre los suelos bajo pastos de *Festuca curvifolia* Lange ex Lange y bajo piornales de *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart & al.

Resultados: En los suelos de los pastos de *Festuca curvifolia* los valores de todas las formas de C medido, las tasas de respiración microbiana y de la disponibilidad de C para la actividad de la microbiota disminuyeron con la altitud; mientras que la sensibilidad a la temperatura de la actividad microbiana aumentó con la altitud. En los suelos bajo pasto la biomasa microbiana y sus tasas de respiración estaban correlacionadas con la materia orgánica del suelo. La sensibilidad a la temperatura de la actividad microbiana estaba correlacionada con el pH del suelo y con la tasa de respiración inducida. Sin embargo no observamos la relación esperada entre la disponibilidad de una fuente de C, la sensibilidad a la temperatura de la respiración microbiana y el C orgánico disuelto. Los suelos bajo piornos mostraban unas tasas de descomposición de la materia orgánica menor, una mayor sensibilidad al aumento de la temperatura y una mayor limitación de la fuente de C. Sin embargo bajo piornos el C microbiano, el C orgánico disuelto y el N total eran mayores.

Conclusiones: Un aumento de las temperaturas podría aumentar la tasa de descomposición de la materia orgánica, especialmente en los suelos a mayor altitud, puesto que estos suelos mostraban una mayor sensibilidad al aumento de la temperatura. La acumulación de C orgánico en el suelo bajo piornos coincide con una menor tasa de respiración microbiana, que podría deberse a una mayor limitación de la fuente de C para la actividad microbiana. Esto último apoya la hipótesis de que la biomasa aportada por los piornos al suelo podría ser más recalcitrante que la de los pastos.

Altitudinal shifts in soil organic matter decomposition in Mediterranean high-mountain soils: temperature sensitivity, carbon availability and vegetation effects.

Abstract

Background and aims: Soil organic matter (SOM) decomposition in Mediterranean high mountains is little understood. The aim of the study was to assess along an altitudinal gradient the effects on SOM decomposition of increasing temperature, C availability and vegetation in a Mediterranean high-mountain area.

Methods: Along an altitudinal gradient (from 2100 to 2380 m a.s.l.) in the Guadarrama mountains (central Spain), we assessed the altitudinal shifts in soil organic C (SOC) and soil nitrogen (N) content, dissolved organic carbon (DOC), microbial biomass C (MBC), microbial respiration, microbial respiration sensitivity to temperature (Q_{10}) and C availability index (CAI). We also tested the differences in SOM decomposition between grasslands of *Festuca curvifolia* Lag. ex Lange and shrub vegetation of *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. & al.

Results: SOC, DOC, N content, MBC, microbial respiration and CAI decreased, while Q_{10} increased with increasing altitude. In the grassland, MBC and microbial respiration were correlated to SOM. Q_{10} was correlated to pH and substrate-induced microbial respiration. We did not observe any relationships among DOC, CAI and Q_{10} . Soils below shrubs showed lower microbial respiration rates, lower Q_{10} and lower CAI than soils below grassland. However MBC, DOC and soil N content were higher in soils below shrubs.

Conclusions: The results suggest that a rise in temperature would enhance SOM decomposition rates and particularly in soils at higher altitudes, since they are more sensitive to temperature increases. The SOC accretion observed below shrubs may be due to the lower respiration rate of soil microorganisms, possibly determined by lower C substrate availability below shrubs. This result suggests a higher recalcitrance of shrub litter compared to grassland litter.

Introduction

Soil organic matter (SOM) represents an important carbon (C) stock in the world. It is estimated that soil organic C is roughly double that of the atmosphere or aboveground vegetation (Schimel 1995). In soils in alpine areas –as in other cold ecosystems– C stocks are particularly important, since low temperatures limit decomposer activity (Schelinsger and Andrews 2000) and keep C immobilized in soils during long periods of time (Körner 2003). The predicted future global climate change would have important effects on the SOM decomposition, and these are expected to be greater in soils in the coldest regions (Melillo et al. 2002). Changes in SOM decomposition rates could result in changes in biochemical cycles that would affect the structure and functioning of these ecosystems. Indeed changes in the structure and function of the ecosystems would alter carbon dioxide (CO₂) efflux from the soil into the atmosphere, thereby possibly increasing the release of greenhouse gases. Nevertheless, it is very uncertain whether ecosystems act as a C source or sink under climate change, since various factors may affect the final balance between C loss through SOM decomposition and C gain from primary productivity (Bardgett 2005; Davidson and Janssens 2006; Powlson et al. 2011).

SOM decomposition can be understood as a function of microbial community (in terms of microbial biomass and specific composition), microbial respiration, and their dependence on environmental factors. The main environmental factors that determine the microbial communities and their activity are soil moisture (Schimel et al. 1999; Chen et al. 2000), temperature (Kirshbaum 1995; Bekku et al. 2004), and substrate quantity (Vance and Chapin 2001) and quality (Nadelhoffer et al. 1991; Vance and Chapin 2001). One of the environmental factors that has focused attention for so long on SOM decomposition is the effect of increasing temperature, since microbial respiration is sensitive to soil temperature. Specifically, soils in cold ecosystems often show higher temperature sensitivity of SOM decomposition when compared with other ecosystems (Bekku et al. 2004), making them more vulnerable to the impacts of increasing temperature. Nevertheless, the factors determining the temperature sensitivity of SOM decomposition are still under debate (Fierer et al. 2006; Vanhala et al. 2008). Existing research along an altitudinal gradient showed controversial results with regard to the temperature sensitivity of SOM decomposition. Increases in temperature sensitivity have been observed with elevation in soil and microbial respiration by Sjögersten and Wookey (2002), Kätterer et al (1998) and Niklińska et al. (1999), while other authors have reported higher temperature sensitivity of microbial respiration at lower altitudes (Lipson 2007), or found no differences between altitudes (Niklińska and Klimek 2007; Díaz-Pinés 2011). However, although the knowledge of the environmental drivers of SOM decomposition in cold climate regions has improved in the last decade (e.g. Lipson et al. 2000; Bekku et al. 2004; Lipson

2007; García-Pausas et al. 2008), little is known about SOM decomposition response to environmental factors in Mediterranean high-mountain areas.

High-mountain environments harbor ecosystems that are very sensitive and vulnerable to global changes (Schröter et al. 2005). As a consequence of land use and climate change, shrub encroachment processes have occurred in recent decades in several Iberian mountain areas (Roura-Pascual et al. 2005; Molinillo et al. 1997), even in the area surrounding the study site (Sanz-Elorza et al. 2003; Muñoz and García-Romero 2004). A shift from grassland to shrubland vegetation in the Pyrenean mountains has influenced the quantity and quality of litter inputs (Montané et al. 2010), and the microenvironmental conditions under contrasting canopies through shading effects (Montané et al. 2007). Moreover shrub encroachment into mesic grasslands in the Pyrenean mountains showed a slight increase in soil C stocks (Montané et al. 2007) related to a higher recalcitrance of shrub litter relative to grass litter (Montané et al. 2010). Although the shrub species involved in vegetation changes in the Pyrenean mountains and the study area is the same taxon (*C. oromediterraneus* Rivas Mart. & al., also known as *C. balansae* ssp. *europaeus* (G. López & Jarvis) Muñoz Garmendia), the particular climate conditions of Mediterranean areas that cause the dominance of dry grasslands in the study area may give rise to different effects of vegetation changes on SOM decomposition to those reported in northern mountains. However we are not aware of any studies that assess the potential effects of vegetation changes in Mediterranean high-mountain soils.

Altitudinal gradients in mountains are correlated with climate gradients and changes on vegetation communities. Therefore altitudinal shifts in SOM decomposition and its dependence on environmental factors make these comparisons useful for the assessment of climate- and vegetation-related impacts (Díaz et al. 2003, Niklińska and Klimek 2007; Schindlbacher et al. 2010). The aim of this study is to evaluate the possible mechanisms behind differences in SOM decomposition along an altitudinal gradient involving both temperature shifts and changes in the vegetation community, which is dominated by grasslands at the highest altitudes and by shrub at the lowest part of the gradient. Specifically we evaluated the altitudinal shifts in soil organic C and total soil nitrogen, dissolved organic C and microbial biomass C. We also assessed the altitudinal shifts in temperature sensitivity and C substrate limitation of microbial respiration. Finally, we tested for differences in soil and microbial parameters studied between shrub and grassland vegetation in order to evaluate the potential effects on SOM decomposition of shrub encroachment in Mediterranean high-mountain grasslands. We hypothesized a decrease in SOM and therefore of soil organic C and soil N content with increasing altitude, as plant activity was expected to be more strongly limited by low temperatures than microbial activity (García-Pausas et al. 2007). Moreover, with regard to the decrease in SOM, we expected a simultaneous decrease in microbial respiration and C availability with elevation (Fierer 2009). Additionally, we surmised that the microbial communities of colder sites were more sensitive to temperature

increases than those of warmer sites (Vanhala et al. 2008; Schindlbacher et al. 2010), and therefore Q_{10} of microbial respiration would increase with elevation. With regard to differences in shrub and grassland vegetation we hypothesized that –as proposed by Jackson et al. (2002) in dry plant communities– in soil under shrubland vegetation, organic C pools were larger than those of soils under grasslands.

Materials and Methods

Study site

The study was conducted in the Sierra de Guadarrama (40° 47' N, 3° 57' W), a mountain range located in central Spain. The underlying parent material of the area consists of siliceous plutonic and metamorphic rocks (i.e. granites and gneiss). The vegetation in the area is constituted by shrub communities of the broom *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. & al. and dwarf juniper *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Čelak., and short and dry perennial grasses dominated by *Festuca curvifolia* Lag. ex Lange. Above the tree-line limit (1900-2000 m a.s.l.), in the oromediterranean belt (the equivalent of the subalpine belt in Mediterranean mountains) both shrub and grass communities form a mosaic. Over 2200 m a.s.l., in the cryoromediterranean belt (equivalent of the alpine belt in Mediterranean mountains), the vegetation is almost dominated by grasses of *Festuca curvifolia* accompanied by cushion plants. The soils on the site are Umbrepts and Orthents under shrub communities, and Cryumbrets under high-mountain grassland communities (Hoyos et al. 1980) (see Table 5.1 for general additional information on sites).

At the nearest weather station (a distance of 2.3 km), situated in the Navacerrada pass at 1890 m a.s.l., the average annual temperature is 6°C and annual precipitation is 1350 mm, with a slightly dry period from May to October with less than 10% of the total annual rainfall. These Mediterranean high-mountain ecosystems can be under snow cover from late October to mid April; nevertheless the snow cover duration greatly varies between years as a consequence of Mediterranean climate conditions, and it often has a discontinuous duration during the winter due to the snow depth and wind intensity. These ecosystems are also subjected to short growing seasons, low winter temperatures and strong winds.

Table 5.1. General information on sites. Plant cover was estimated visually in plots of 1 x 1 m² for grass vegetation and plots of 3 x 3 m² for shrub vegetation ($n=6$).

Site	Vegetation	Altitude (masl)	Coordinates	Exposure °	Slope °	Plant cover (%)
1	<i>Festuca</i> grassland with cushion plants	2,378	40° 48' N 03° 55' W	320	9	72
2	<i>Festuca</i> grassland with cushion plants	2,300	40° 47' N 03° 56' W	319	12	70
3	<i>Festuca</i> grassland	2,200	40° 47' N 03° 56' W	285	17	65
4	<i>Festuca</i> grassland	2,100	40° 47' N 03° 58' W	330	13	78
3b	<i>Cytisus oromediterraneus</i> shrubland	2,200	40° 47' N 03° 56' W	285	17	100
4b	<i>Cytisus oromediterraneus</i> shrubland	2,100	40° 47' N 03° 58' W	330	13	100

Sampling collection

To assess altitudinal shifts on SOM decomposition we collected samples during summer 2009 in early July at four different altitudes along an altitudinal gradient (i.e, 2100, 2200, 2300 and 2378 m a.s.l.). At each altitudinal level we selected a plot of 7 x 7 m² with a well-developed vegetation cover. Inside each 7 x 7 m² plot we randomly collected six soil blocks of 10 x 10 x 10 cm³ for measurements of soil parameters and microbial activity.

To compare the vegetation effect (grasslands vs shrubs) on soil and microbial measurements we collected soil samples under *Cytisus oromediterraneus* shrubs in sites at 2100 m a.s.l. and 2200 m a.s.l. where this type of vegetation was present. We randomly selected six shrub individuals of *Cytisus oromediterraneus* close to each of the 7 x 7 m² plots of grassland previously sampled (6 shrubs for each altitude and 12 in total). One soil block sample of 10 x 10 x 10 cm³ was collected closer to the centre of each individual shrub, under each of the 12 shrubs.

After collection, all the soil samples were kept cold during transportation to the laboratory. Soil samples were 2 mm sieved, roots were removed and a sufficient quantity of soil samples were preserved frozen at -20°C until the determination of soil parameters, microbial biomass C and dissolved organic C, and the soil incubations were made for microbial respiration measurements.

Soil parameters and soil temperature measurements

Soil organic carbon (SOC mg C g⁻¹ soil dw) was measured using a Total Organic Carbon Analyzer TOC 5000A (Shimadzu, Kyoto, Japan). Total soil nitrogen (N_{soil} mg N g⁻¹ soil

dw) was determined by the Kjeldahl method, followed by determination of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ in distillate by titration (SM 702 Trinitro, Metrhohm AG, Switzerland) (Kandeler 1995). Soil pH measurements were made in 1:2.5 soil suspension of soil:water (g:g) (pH-meter micro pH2000, CRISON, Barcelona, Spain). Soil water content (SWC % g g^{-1} soil dw) was determined gravimetrically by drying 2-3 g of fresh soil at 105°C during 24 h.

Soil temperatures under shrubland and grassland vegetation were assessed by means of temperature records from the GLORIA target region in the Sistema Central mountains (www.gloria.ac.at). We used the records from 16 temperature dataloggers (Geoprecision M-log5W) buried at 10 cm depth and distributed in the four main compass directions (Pauli et al. 2004) on four summits in the Sierra de Guadarrama mountains ranging from 2100 to 2280 m a.s.l. In order to assess the soil temperature conditions, we calculated mean annual temperature, mean temperature of the coldest month and mean temperature of the warmest month using soil temperature records of 2008 and 2009. The temperature records of two extra dataloggers installed at a depth of 10 cm in the highest site (i.e. 2380 m a.s.l.) were used to calculate the soil temperature variation linked to the altitudinal gradient.

Microbial biomass measurements

Microbial biomass was measured by the fumigation-extraction method (Brookes et al. 1985; Vance et al. 1987). Soil samples (10 g fresh weight) were briefly extracted in 50 ml 0.5M K_2SO_4 for 30 minutes on an automatic shaker. Simultaneously with the extraction, another sub-sample (10 g fresh weight) was fumigated with CHCl_3 for 24 h and 25°C to provoke the lyses of the microbial cells and release microbial C. Because in dry soil microorganisms cells are less affected by chloroform (Sparling and West 1989), we rewetted the soil samples to 25% of gravimetric SWC immediately before the fumigation, as recommended by Sparling and West 1989. Subsequently, fumigated samples were extracted similarly to unfumigated samples. Extracted carbon was determined in extracts using a Total Organic Carbon Analyzer TOC 5000A (Shimadzu, Kyoto, Japan). Microbial C flush (difference in extractable C between unfumigated and fumigated samples) was converted to microbial biomass C (MBC $\mu\text{g C g}^{-1}$ soil dw) using a K_{ec} factor of 0.35 (Sparling et al. 1990). Dissolved organic carbon of soil (DOC $\mu\text{g C g}^{-1}$ soil dw) was determined as the extracted carbon of the unfumigated samples.

Microbial respiration, temperature sensitivity and C-limitation of microbial activity

For soil respiration measures, each sample was adjusted to 60% of its soil-water field capacity. In sealed jars of 500 ml, 15 g of soil sample were incubated in the dark at 22°C, 17°C, 15°C and 7°C during 24 h, 48 h, 96 h and 144 h respectively. CO_2 emission was measured by the

titration method (Öhlinger 1995). An alkali trap of 15 ml NaOH 0.1 N was briefly placed inside each jar to absorb the CO₂ produced. After incubation, 5 ml of BaCl₂ 0.5N was added to each trap, and consumption of NaOH was measured by titration (SM 702 Trinitro, Metrhohm AG, Switzerland) with a HCl 0.1N solution.

Substrate-induced respiration (R_{SIR}) was measured following a modified method from Anderson and Domsch (1978). Soil samples of 15 g were set to 60% of their soil-water field capacity and 10 mg glucose g⁻¹ fresh soil was then added to each sample using a mixture of glucose and talcum powder (1:3 w:w). Samples were incubated in the dark for four hours at 22°C, and CO₂ emission was measured by the titration method (Öhlinger 1995) as previously described.

C limitation of soil microbial activity was evaluated calculating the C availability index (CAI) (Cheng et al. 1996) which corresponds to the ratio of basal respiration to substrate-induced respiration.

Temperature sensitivity of microbial respiration was assessed calculating the Q₁₀ values of each sample, considering respiration values at the four experimental temperatures (i.e. 7°C, 12°C, 17°C and 22°C).

Calculations

To calculate the respiration rate of soil samples at each temperature we used the formula:

$$Rr = \frac{(V_{blank} - V_{sample}) \cdot N \cdot 22 \cdot 1000}{dw \cdot t}$$

where Rr is the respiration rate of soil, i.e. CO₂ flux (mg CO₂ kg⁻¹h⁻¹); V_{blank} (ml) is the volume of HCl used in the blank, V_{sample} (ml) is the volume of HCl used in the sample, N is the normality of the HCl solution, dw is the dry weight (g) of the soil sample and t (hours) the incubation time.

Carbon availability index (CAI) was calculated as:

$$CAI = \frac{R_{22^{\circ}C}}{R_{SIR}}$$

where $R_{22^{\circ}C}$ is the respiration rate at 22°C without added substrate and R_{SIR} is the respiration rate with added glucose at 22°C.

Finally, to calculate the Q_{10} values of each sample, we first fitted the measured respiration rates to the van't Hoff equation (1898):

$$Rr = \alpha e^{\beta T}$$

where α and β are fitted parameters and T is the temperature. Then Q_{10} was calculated for each sample using the formula:

$$Q_{10} = e^{\beta 10}$$

The curve fitted for the Q_{10} calculation was performed using Sigmaplot 10.0 (Systat Inc., Point Richmond).

Statistical analysis

Normality and homogeneity of variances was checked for all data. As all continuous variables followed a normal distribution, they were not transformed prior to the statistical analysis. We carried out polynomial regression analysis based on first and second order models to test for variation along the altitudinal gradient of SOC, N_{soil} , C:N, DOC, MBC, $R_{22^\circ\text{C}}$ and R_{SIR} , Q_{10} and CAI values. Regression models of soil and microbial parameters did not include samples below shrubs to avoid confusing the effects of vegetation types. We selected best-fit equations to assess the altitudinal trends of the variables studied. Differences in all measured soil and microbial parameters between soils under grassland and shrubland vegetation were tested by means of two-way ANOVA analysis, with vegetation and altitude as the main factors and the interaction term vegetation x altitude. When the interaction term was significant, the differences at each altitude were tested by means of a Student's t-test. Differences in soil temperatures between grassland and shrubland were tested by means of ANCOVA analysis, considering altitude as a covariate. All statistical analyses were done using SPSS v15 (SPSS Inc., Chicago, Illinois).

Results

Elevation shifts of soil factors and microbial activity in grasslands.

Within an increasing altitude (from 2100 m a.s.l to 2380 m a.s.l.), the mean annual soil temperature in the study area decreased by 1.9°C for the years 2008 and 2009. At the sampling date, the SWC did not show any significant variation along the altitudinal gradient (Figure 5.1f), or any significant differences between altitudes ($F=2.154$, $P=0.127$), and showed relatively low values that did not exceed on average 9% (± 2.25), indicating that water shortage in summer occurs even at the highest altitudes.

The results showed significant altitudinal shifts in most of the soil and microbial parameters studied (Figures 5.1 and 5.2 respectively). The altitudinal shifts in N_{soil} and SOC (polynomial regression model, $P<0.001$ and $P=0.001$ respectively, see Figure 5.1a, 5.1b) indicated a decrease in SOM with altitude. DOC shifts (linear regression model, $P=0.016$) showed that the labile C fraction in soils also decreased with altitude (Figure 5.1e). The increase in C:N ratio with increasing altitude (linear regression model, $P=0.032$, Figure 5.1c) indicated a slight altitudinal variation in the quality of SOM.

The results revealed significant altitudinal shifts in microbial biomass, microbial activity and their dependence on C availability and temperature. MBC variation (linear regression model, $P=0.04$) revealed a decrease in the size of the microbial community with increasing altitude (Figure 5.2). Similarly, microbial basal respiration and substrate-induced microbial respiration rates (i.e. $R_{22^{\circ}\text{C}}$ and R_{SIR} respectively) decreased with altitude (linear regression model, $P<0.001$ and polynomial regression model, $P<0.001$ respectively, see Figure 5.2b, 5.2c). The observed CAI values indicated that substrate addition strongly affected microbial respiration rates, often by an order of magnitude. Moreover the altitudinal shift in CAI shows that soils at higher altitudes were more C-substrate limited (polynomial regression model, $P=0.037$, Figure 5.2e). Finally, a shift in Q_{10} showed that the temperature sensitivity of microbial respiration significantly increased with altitude (polynomial regression model, $P=0.004$) (Figure 5.2d).

Correlation of soil properties and microbial parameters in grassland soils

MBC was positively related to microbial respiration rates (i.e. R_{SIR} $R_{22^{\circ}\text{C}}$) and to SOC, DOC and N_{soil} . Additionally, R_{SIR} and $R_{22^{\circ}\text{C}}$ were also related to soil pH. C:N ratio and SWC did not show any correlation with microbial parameters, but C:N was positively correlated to pH. Q_{10} was only negatively correlated to R_{SIR} and positively correlated to pH. Finally CAI was positively correlated to $R_{22^{\circ}\text{C}}$ but not to R_{SIR} (see Table 5.2).

Differences in soil properties and microbial activity between shrub and grassland.

The results indicated significant differences in soil microclimatic conditions, soil properties and microbial parameters between shrubs and grasses. Soils below shrubs kept cooler in the warmest month, and remained warmer in the coldest month (Table 5.3). Indeed soil moisture below shrubs was significantly higher at the specific sampling date (Table 5.4). Comparisons of soil and microbial parameters between shrubland and grassland showed that while SOC, N_{soil} , DOC and microbial biomass were significantly higher below shrubs, $R_{22^{\circ}\text{C}}$ rate and CAI were significantly lower (Table 5.4). In addition, despite the fact that the shrub species

belong to the *Leguminosae* family, and that a lower soil C:N ratio was expected below these shrubs, we observed no significant differences when comparing both vegetation types (Table 5.4). Furthermore, pH and R_{SIR} showed a significant interaction between vegetation type and altitude (Table 5.4). At 2100 m a.s.l. R_{SIR} was significantly higher below shrubs ($t=-3.289$, $P=0.008$), but at 2200 m a.s.l. there was no significant difference between the plant canopies ($t=0.908$, $P=0.385$). Altitudinal differences in pH were marginally significant, and a comparison of vegetation cover showed significantly lower values at 2200 m a.s.l., while at 2100 m a.s.l. there was no significant difference between grassland and shrublands. Soil respiration below shrubs exhibited significantly higher sensitivity to temperature than soil respiration below grasslands.

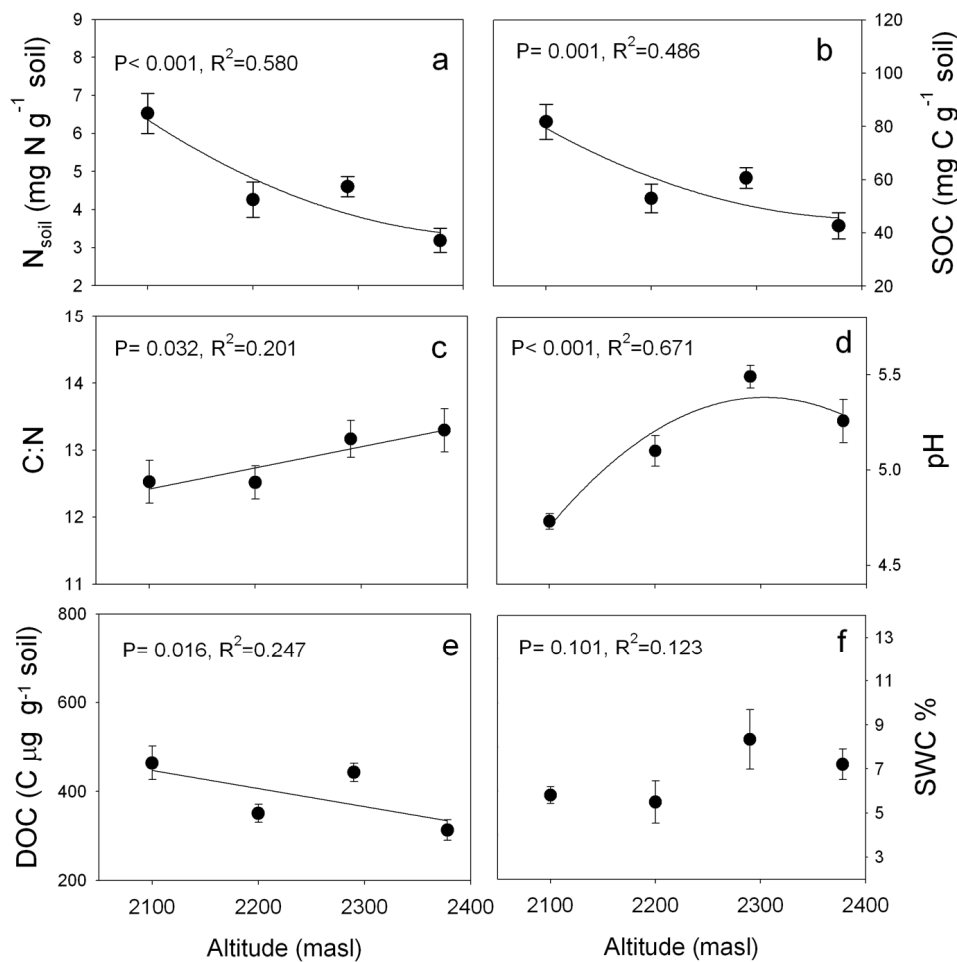


Figure 5.1. Altitudinal shift in soil properties in grassland. Changes in N_{soil} (a), SOC (b), C:N (c), pH (d), dissolved organic carbon (DOC) (e) and soil water content (SWC) (f) along the altitudinal gradient. Error bars represent standard errors ($n=6$). Results of polynomial regression (second order model) and linear regression are given. Regression models do not include soil samples below shrubs to avoid confusing the effects of vegetation types.

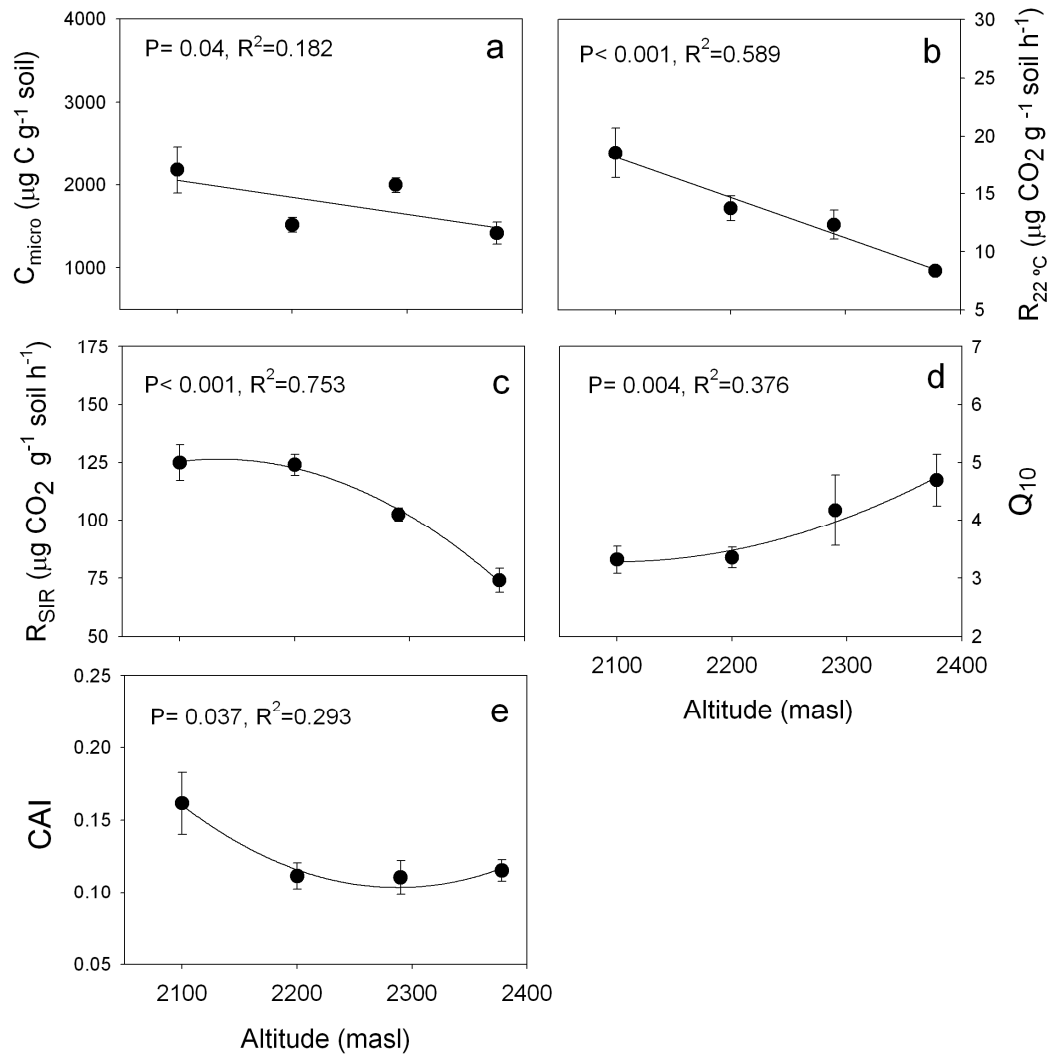


Figure 5.2. Altitudinal shifts in microbial parameters in grassland. Changes in C_{micro} (a), $R_{22^\circ\text{C}}$ (b), R_{SIR} (c), Q_{10} (d) and CAI (e) along the altitudinal gradient. Error bars represent standard errors ($n=6$). Results of polynomial regression (second order model) and linear regression are given. Regression models do not include soil samples below shrubs to avoid confusing the effects of vegetation types.

Table 5.2. Soil temperature (10 cm depth) differences between grass and shrub vegetation after considering altitude as covariate. Period of time considered: from 2008 to 2009. For grassland vegetation $n=22$, for shrubland vegetation, $n=10$.

Temperature (°C)	Vegetation		Altitude		Mean (SE)	
	F	p	F	P	Grassland	Shrubland
Mean annual temperature	4.379	*	1.9	ns	6.51 (0.19)	5.55 (0.26)
Mean temperature of the coldest month	13.63	***	2.71	ns	-0.58 (0.12)	0.38 (0.16)
Mean temperature of the warmest month	33.12	***	5.41	*	18.39 (0.27)	17.26 (0.54)

Table 5.3. Pearson's correlations between soil and microbial parameters ($n=24$). Correlation tests do not include soil samples below shrubs to avoid confusing the effects of vegetation types. Significance levels are (*) $P<0.05$; (**) $P<0.01$; (***) $P<0.001$.

	N _{soil}	SOC	C:N	pH	SWC	DOC	MBC	R _{22C}	R _{SIR}	Q ₁₀
N _{soil} (mg N g ⁻¹ soil dw)	•									
SOC (mg C g ⁻¹ soil dw)	0.984***	•								
C:N	-0.297	ns	•							
pH	-0.543**	-0.486*	0.450*	•						
SWC %	ns	ns	ns	ns	•					
DOC (µg C g ⁻¹ soil dw)	0.745***	0.757***	ns	ns	ns	•				
MBC (µg C g ⁻¹ soil dw)	0.705***	0.740***	ns	ns	ns	0.673***	•			
R ₂₂ (µg CO ₂ g ⁻¹ soil dw h ⁻¹)	0.746***	0.709**	ns	-0.455*	ns	0.578**	0.526**	•		
R _{SIR} (µg CO ₂ g ⁻¹ soil dw h ⁻¹)	0.741***	0.716***	ns	-0.533*	ns	0.461*	0.561**	0.682***	•	
Q ₁₀	ns	ns	ns	0.515*	ns	ns	ns	ns	-0.623**	•
CAI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.714***	ns	ns

Table 5.4. Results of vegetation effects on soil properties and microbial activity tested by two-way ANOVA. Significance levels are (*) $P<0.05$; (**) $P<0.01$; (***) $P<0.001$. Marginally significant P -values ($0.05 < P < 0.1$) are indicated as (ns). For vegetation $n=12$, for altitude $n=12$.

	vegetation		altitude		vegetation x altitude		Mean (SE)	
	F	p	F	p	F	p	Grassland	Shrubland
N_{soil} (mg N g ⁻¹ soil dw)	16.1	***	14.5	***	0.52	ns	5.40 (0.48)	7.41 (0.41)
SOC (mg C g ⁻¹ soil dw)	11.5	***	14.7	***	0.31	ns	67.4 (5.9)	89.5 (5.7)
C:N	2.9	ns	0.64	ns	0.59	ns	12.5 (0.19)	12.0 (0.20)
pH	34.2	***	3.6	(ns)	28.7	***	4.9 (0.07)	4.6 (0.04)
DOC (µg C g ⁻¹ soil dw)	24.3	***	2.3	ns	0.21	ns	407 (27)	681 (54)
SWC %	49.9	***	0.05	ns	0.18	ns	5.7 (0.5)	16.0 (1.3)
MBC (µg C g ⁻¹ soil dw)	16.9	***	10.8	***	0.05	ns	1849 (173)	2741 (189)
R₂₂ (µg CO ₂ g ⁻¹ soil dw h ⁻¹)	11.8	***	14.6	***	0.13	ns	16.1 (1.3)	11.3 (1.1)
R_{SIR} (µg CO ₂ g ⁻¹ soil dw h ⁻¹)	4.4	*	11.2	***	11.2	***	125 (4.3)	137 (7.0)
CAI	19.5	***	6.9	**	0.68	ns	0.131 (0.010)	0.082 (0.005)
Q₁₀	9.2	***	4.7	*	3.9	(ns)	3.33 (0.14)	3.97 (0.19)

Discussion

Altitudinal trends in SOM decomposition

As we hypothesized, we observed a decline in SOM and microbial respiration rates with increasing altitude within the grassland community. The decrease in organic C pools (i.e. SOC, DOC, and MBC) with elevation was in accordance with the SOM altitudinal shifts observed by García-Pausas et al. (2007), Cioci et al. (2008), and Djukic et al. (2010a) at the highest elevation sites in their studies. Altitudinal shifts in SOM decomposition rates (i.e. $R_{22^{\circ}\text{C}}$ and R_{SIR}) were consistent with the decrease in SOM decomposition rates observed in other cold ecosystems in the Alaskan mountains by Sveinbjörnsson et al. (1995). Our results also showed a positive relationship between SOM and microbial biomass, and microbial activity in accordance with Fierer et al. (2009). Although N availability may affect soil microbial activity (Joergensen and Scheu 1999; Allen and Schlesinger 2004; Yoshitake et al. 2007), the slight shift in SOM quality at the study site, indicated by the slight increase in the C:N ratio with elevation, was not relevant for microbial activity and therefore for SOM decomposition along the altitudinal gradient.

Simultaneously with the decrease in soil organic C stocks and microbial respiration rates, the variation in CAI indicated an increase in C substrate limitation for soil microbial activity with elevation. Moreover, the results suggest that under the favorable moisture and temperature conditions that were set in the laboratory, microbial respiration was strongly determined by C substrate availability, since the range of CAI values indicated differences of an order of magnitude between R_{SIR} and $R_{22^{\circ}\text{C}}$. This result agrees with García-Pausas et al. 2008 (2011), who observed that SOM decomposition was strongly regulated by C availability in the surface horizons of soils in the Pyrenean mountains. Nevertheless we did not observe any correlation between CAI and any other soil organic C fraction. The failure to detect a relationship between CAI and DOC was particularly unexpected, as DOC has often been considered a good indicator of C substrate for microbial activity (Cook and Allan 1992; Jandl and Sollings 1997; Smolander and Kitunen 2002). The significant correlation between DOC and MBC and both types of microbial respiration rates supported their close relationship. Nevertheless, at the gradient studied, the factors controlling the bioavailability of DOC as a substrate for microbial respiration were unclear.

Temperature sensitivity of microbial respiration showed Q_{10} values in the study area within the range of values reported in arctic and alpine ecosystems (e.g. Bekku et al. 2004; Lipson et al. 2002). Q_{10} of microbial respiration in our study area was higher than values measured in the temperate ecosystem (see the review of Q_{10} values by Bekku et al. 2004), and

also higher than those reported by Díaz-Pinés (2011) in lowlands (about 1200 m a.s.l.) for the pine and oak forests of central Spain. The increase in Q_{10} with elevation is consistent with a decrease in soil temperature with elevation, and therefore agrees with the higher temperature sensitivity at lower soil temperatures reported by Vanhala et al. (2008) and Schindlbacher et al. (2010).

Other factors may be related to the temperature sensitivity of SOM decomposition, such as substrate availability (Fierer et al. 2000; Gershenson et al. 2009) and microbial community composition (Lipson et al. 2002; Lipson 2007). The results of the correlations showed that within *Festuca curvifolia* grasslands, Q_{10} was not affected by C substrate availability. Nevertheless Q_{10} was positively correlated to pH and negatively correlated to R_{SIR} . Soil pH variations have often been related to microbial community structure, and are particularly related to the bacteria:fungi ratio in soils (Blagodatskaya and Anderson 1998, Baath and Anderson 2003, Djukic et al. 2010b); while R_{SIR} is an index of potential microbial respiration under optimum conditions, and showed relationships with microbial community structure (Lipson et al. 2002; Lipson 2007). These significant correlations therefore suggest that Q_{10} variation might be related to changes in the soil microbial community structure along the altitudinal gradient, as observed by Djukic et al. (2010b), which might be driven by the soil temperature variation along the altitudinal gradient.

Although altitudinal gradient correlates to variations in temperature as well as to precipitation, in this study we did not assess the effects of soil moisture on R_{SIR} and $R_{22^{\circ}C}$, as we measured samples whose moisture was set at the optimum in the laboratory. Moreover, the SWC of fresh samples showed low and very similar values among altitudes, since the summer drought had already started by the sampling date. Therefore we were unable to detect any relationship between the SWC of fresh samples and the altitudinal shifts of soil and microbial parameters. However it has been shown that in Mediterranean ecosystems, microbial activity in summer is strongly determined by soil moisture (Reichstein et al. 2002; Rey et al. 2002) and it is therefore important to note that the increase in the SOM decomposition rate with temperature suggested by our results would likely depend on soil water availability.

Vegetation effects on SOM decomposition

The differences observed between the soil below shrub and grassland indicated that the plant community clearly affects SOM decomposition in at least the first 10 cm of the soil profile. As we expected, soils below shrubs showed the highest values of every C pool measured. The differences in SOC observed when comparing shrub and grasslands were larger than those reported by Montané et al. (2007). Jackson et al. (2002) proposed that differences in SOC content between grassland and shrub vegetation would depend on climatic conditions.

Therefore, the greater differences in SOC that we observed when comparing grassland and shrub vegetation may be related to climatic differences, since most soil samples included in the study of Montané et al. (2007) were from mesic grasslands, whereas we studied dry grasslands.

Montané et al. (2010) proposed that the increase in organic soil C stocks observed under shrub communities may be related to a higher recalcitrance of shrub litter, since they observed lower SOM decomposition rates in shrub litter. In accordance with their findings, we observed that SOM decomposition was lower below shrubs, as indicated by the lower microbial respiration rates. In addition to this finding, the greater C substrate limitation observed below shrubs supported the hypothesis that shrub litter may be more recalcitrant. Furthermore, the significantly higher values of DOC observed below shrubs may indicate that a part of DOC may be resistant to microbial attack under these conditions, and may constitute a non-labile fraction of DOC, as shown by Kalbitz et al. (2003) after testing the biodegradability of DOC in different types of soils. The non-labile fraction of DOC has been reported to be often constituted by phenolic compounds which frequently originate from lignin degradation (Kalbitz and Kaiser 2008). In addition, the unexpected absence of any difference in the C:N ratio observed between *leguminosae* shrubs and grasslands may be related to the aforementioned higher recalcitrance of C substrate under shrubs, which may enhance soil C stocks more strongly than N content is enhanced by the quality of the *leguminosae* litter (McCulley et al. 2004).

Comparison of the C dynamic between grassland and shrub vegetation also showed functional differences in the microbial community, as indicated by the differences in Q_{10} , which were significantly lower under shrubs. Interestingly, we observed that Q_{10} of microbial respiration in plant communities belonging to a lower altitudinal belt was higher. Lipson (2007) proposed that Q_{10} values in subalpine belts may be higher than those in higher belts as they are not C limited, and are therefore more dependent on temperature. However, our findings did not support this causal mechanism in the study area. In contrast, we propose that the slightly cooler soil temperatures below shrubs in summer may be related to a higher sensitivity of microbial respiration to temperature, in accordance with Vanhala et al. (2008) and Schindlbacher et al. (2010). On the other hand taking the conjunction of the differences in Q_{10} and basal respiration rates between both types of vegetation, these results suggest that the composition of the microbial community may be different below shrub vegetation.

In view of the increasing interest in C sequestration and mitigation of climate change processes we should emphasize that our results are not enough to draw any conclusion about the final C balance in the studied area, as indicated by Powlson et al. (2011). Although our results suggest that shrub encroachment of *Festuca curvifolia* grasslands might contribute to SOC accumulation in the study area, the effects of changes on other plant communities such as the wet grassland of *Nardus stricta* have not been assessed. Expected future encroachment processes on this wet grassland might cause a loss of SOC as predicted by Jackson et al. (2002).

Additionally, shrub encroachment in *Festuca curvifolia* grassland may enhance the vulnerability to fire of these areas, and thereby favor a rapid SOC loss.

In conclusion, our findings suggest that a short-term increase in temperature may accelerate SOM decomposition in the study area, and particularly in soils at a higher altitude which are more sensitive to soil temperature increases. Moreover the results showed that C cycling may be strongly altered if temperature increases were also to determine changes in vegetation, as the shrub vegetation determines changes in microclimatic soil conditions, C substrate availability, temperature sensitivity of the microbial community and SOM decomposition rates. The higher soil organic C content in soils below shrubs may be partially determined by the slower SOM decomposition below shrubs related to a lower C-substrate availability for microbial activity. We propose that differences in SOM decomposition responses to the environmental factors studied may be related to differences in the composition of the microbial community.

Acknowledgements

We thank the staff of the Cuenca Alta del Manzanares Nature Reserve for permission to work in this area. We thank Dr. Eugenio Díaz-Pinés, Beatriz Ortiz and Dr. Paz Andrés for help with the methodology of soil analysis. We also thank Prudence Brooke-Turner for the English revision. This study was supported financially by the projects CGL 2008-901/BOS and AGL2010-16862/FOR from the Ministry of Science, and by the pre-doctoral grant FPU-2005-0999 to AGG, funded by the Spanish Ministry of Education.

6. Discusión

Discusión

Variabilidad ambiental, relaciones entre factores ambientales y composición florística en comunidades de alta montaña mediterránea

Los ecosistemas de alta montaña a pesar de estar sometidos a condiciones ambientales muy rigurosas muestran una llamativa variabilidad ambiental determinada por la diferente incidencia de factores ambientales como la duración de la cobertura nival, la exposición a vientos, insolación o desarrollo edáfico (Fisk et al. 1998; Brunn et al. 2006). La incidencia de estos factores es modulada por la topografía, por lo que los cambios en la composición de las comunidades vegetales suceden a escalas espaciales relativamente pequeñas (Billings y Bliss 1959; Kudo e Ito 1992; Choler 2005; Bruun et al. 2006). En concordancia con ello, observamos que en los ecosistemas de alta montaña del Sistema Central la variabilidad ambiental está relacionada con la combinación de condiciones climáticas, edáficas y perturbación por pastoreo, que determinan cambios significativos en la composición florística y funcional de los pastos de alta montaña (Capítulo 2 y 3). Las variables ambientales más relevantes para la composición de la comunidad vegetal son las condiciones climáticas, en particular las condiciones térmicas en primavera y verano, la humedad del suelo en verano (estimada mediante la amplitud térmica del suelo en el mes más cálido) y la duración de la cobertura nival. Las otras variables relevantes pero con menor peso que las variables climáticas, son el N total del suelo, el pH (indicativo del desarrollo del suelo, puesto que está positivamente relacionado con el contenido en C orgánico del suelo) y la perturbación por pastoreo (Capítulo 3) como indicábamos anteriormente. La combinación de estos factores define tres situaciones ambientales diferenciadas: i) lugares sin una cobertura de nieve prolongada, expuestos a temperaturas más bajas durante la primavera y el verano y con suelos poco desarrollados; ii) lugares cálidos en verano con periodos vegetativos más largos según las condiciones térmicas, suelos más desarrollados y también más secos en el mes más cálido, aunque en algunos de ellos la cobertura nival permanece por más tiempo que en la situación primera; y iii) lugares en los que la cobertura nival permanece hasta más tarde y que son frecuentados más intensamente por herbívoros (Capítulo 3).

Por otro lado las similitudes florísticas encontradas al comparar diferentes orientaciones en la Sierra de Guadarrama (Capítulo 2) concuerdan con la relevancia de la topografía y orientación como moduladores de la incidencia de la nieve, el viento y la insolación (Figura 6.1). Paradójicamente, las similitudes observadas en la composición florística cuando comparamos orientaciones, indicaba situaciones más abrigadas y térmicas en orientación este y sur, y condiciones más expuestas y frescas en orientación norte y oeste en la Sierra de Guadarrama (Capítulo 2). Estas similitudes entre orientaciones pueden estar relacionadas con la

frecuencia en invierno de vientos fríos y húmedos de dirección noroeste (Gavilán et al. 1998; Palacios et al. 2003) que barren la nieve de orientaciones norte y oeste y contribuyen a que se acumule en orientaciones este (Palacios et al. 2003; Andrés et al. 2007) y la frecuente disposición de las cuerdas en dirección suroeste-noreste que contribuye a uniformizar la condiciones térmicas entre las orientaciones sur y este, y entre las orientaciones norte y oeste (Figura 6.1).

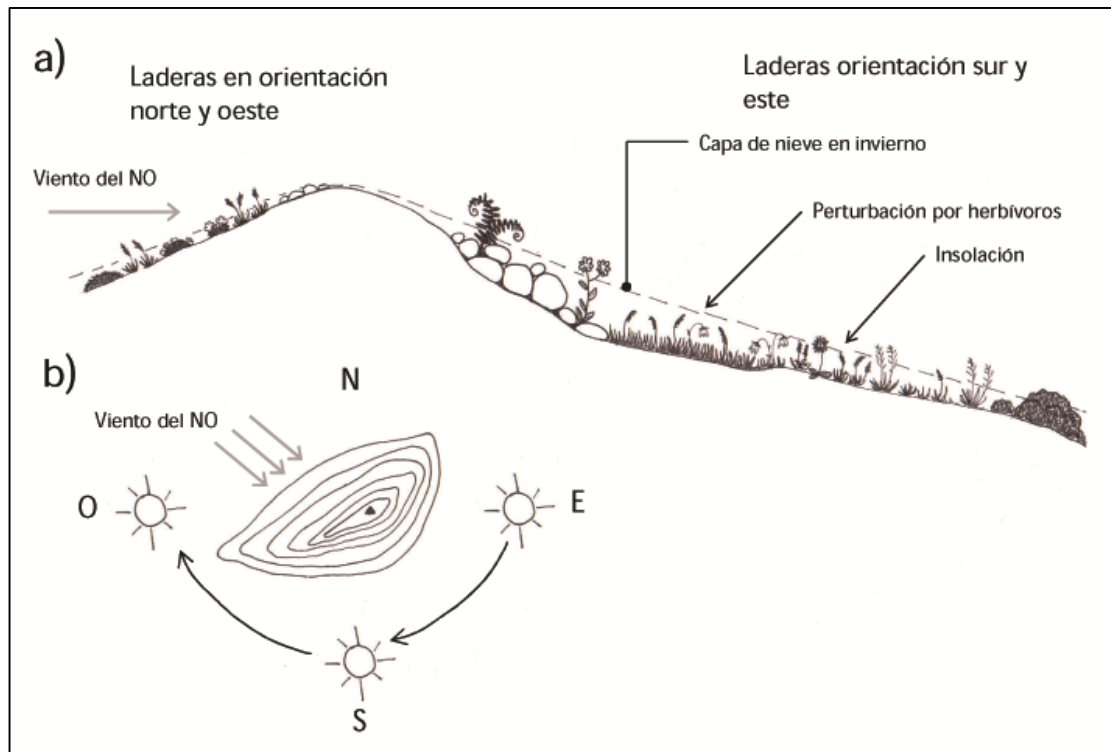


Figura 6.1. Esquema de la variabilidad ambiental en ecosistemas de alta montaña Mediterránea en el Sistema Central: **a)** Diferencias en la composición florística e incidencia de los factores ambientales; **b)** Esquema de las curvas de nivel de una cima en una cuerda en dirección suroeste-noreste y la diferente incidencia del viento e insolación según orientaciones.

En términos generales observamos que las situaciones más abrigadas y cálidas son las que albergan la mayoría de las especies de rangos altitudinales inferiores, y las que muestran valores de riqueza específica mayores, mientras que la mayoría de los orófitos (especies de rango altitudinal mayor) ocupan preferentemente las situaciones más expuestas y frías o aquellas con largos periodo de innivación (Capítulo 2 y 3). Las relaciones detectadas entre factores ambientales y composición florística sugieren que ante un futuro aumento de la temperatura es esperable que se produzca un enriquecimiento en especies de rango altitudinales menores, más termófilas, como se ha ido observando en otras áreas de montaña en las últimas décadas (e.g. Gottfried et al. 2012). Mientras que la capacidad de las cimas más elevadas para albergar nuevos microclimas ante un cambio de las condiciones climáticas puede ser limitada ya que en algunas de ellas los orófitos ya ocupan las orientaciones más frías y expuestas.

Estructura espacial y relaciones entre especies

Los factores ambientales que pueden condicionar y modular la estructura espacial de una comunidad vegetal son diversos. Las estructuras agregadas o heterogéneas en las comunidades vegetales se han relacionado entre otros con respuestas de las especies a la heterogeneidad ambiental (Ehnerfeld et al. 1997; Hutchings et al. 2003), con relaciones de facilitación entre especies (Callaway 1995; Fajardo et al. 2008) y con la forma de crecimiento y dispersión de las especies (Herben et al. 1995; Nathan et al. 2000). En la Sierra de Guadarrama observamos diferencias en la estructura general de la comunidad al comparar diferentes orientaciones, en particular la heterogeneidad espacial era mayor en exposiciones norte y este (Capítulo 1). Puesto que no observamos diferencias significativas en los patrones espaciales de las especies, descartamos que la estructura espacial estuviera fuertemente condicionada por las diferencias en la composición florística entre exposiciones de la comunidad y sugerimos que probablemente la mayor heterogeneidad espacial detectada en estas situaciones se relacione con una mayor heterogeneidad ambiental. En particular en orientación norte debido a la rigurosidad ambiental de las situaciones más frías y expuestas y en orientación este debido a una perturbación por pastoreo más intensa.

Por otro lado, el balance entre las asociaciones positivas y negativas tiene un papel importante en la organización de las comunidades alpinas (Choler et al. 2001, Kikvidze et al. 2001). Como en estudios realizados con anterioridad en el Sistema Central (Gavilán et al. 2002, Escudero et al. 2004) y en otras áreas de montaña (Kikvidze y Nakhutsrushvili 1998, Fajardo et al. 2008), en el área de estudio era más frecuente encontrar especies asociadas positivamente en el espacio que no especies que se excluyeran espacialmente (Capítulo 2). Las asociaciones espaciales positivas se han relacionado anteriormente con interacciones positivas entre especies (e.g. Callaway et al. 1995; Fajardo et al. 2008). Además la frecuente distribución agregada de algunas de las especies de estas comunidades (Capítulo 2), es posible que esté condicionada por relaciones de facilitación con otras especies, pues todas ellas participan en asociaciones positivas, pero difieren en su biotipo y requerimientos ecológicos. Otro de los factores que podría estar determinando en estas comunidades la asociación positiva en el espacio de las especies es la distribución de microhábitats (e.g. Seabloom et al. 2005; Bell 2005). En particular, la frecuente asociación de especies de criptógamas podrá estar relacionada con el hecho de que comparten un mismo microhábitat relacionado con unas mayores condiciones de humedad edáfica.

Futuros procesos de cambio como un aumento de las temperaturas o cambios en la presión de los herbívoros es probable determinen cambios en la estructura espacial de estas comunidades. Nuestros resultados sugieren además que estos cambios en la estructura espacial de las comunidades vegetales pueden afectar a las relaciones entre especies, puesto que las asociaciones positivas se relacionan al menos en parte con una distribución agregada de algunas especies dentro de la comunidad.

Estrategias funcionales y factores limitantes

Los pastos psicroxerófilos de alta montaña del Sistema Central muestran una composición funcional diversa y pudimos detectar combinaciones de caracteres contrastadas (Capítulo 3) (Figura 6.2). Además la variación de la mayoría de los caracteres se relacionó significativamente con las condiciones ambientales (Capítulo 3, Tabla 3.5). Observamos que en lugares más fríos y con suelos poco desarrollados las plantas con frecuencia son leñosas, de baja estatura y de hábito rastrero o aplicado sobre el suelo. Además sus hojas son más pequeñas y densas. La leñosidad y mayor densidad de sus hojas es indicativo de estructuras más longevas y resistentes, con una tasa de renovación más lenta (Wilson et al. 1999; Eckstein et al. 1999, Wright et al. 2004). Mientras que las formas aplanadas de las plantas y el pequeño tamaño de sus hojas es probable que les confiera ventajas térmicas (Gates 1980) y disminuya los efectos mecánicos y la desecación que provoca el viento (Parkhurst y Loucks 1972; Givnish 1987). Además las hojas de pequeño tamaño pueden proporcionar ventajas adicionales en estos lugares puesto que también permiten construir un dosel en menos tiempo (Moles y Westoby 2000) y optimizar la inversión en la construcción de las hojas, que necesitan poco soporte mecánico debido a su reducido tamaño (Niinemets et al. 2007). Esta combinación de caracteres indica que en las situaciones más frías con suelos menos desarrollados, las estrategias funcionales de las plantas están orientadas a la conservación de los recursos y sugieren que la adquisición de los recursos es más lenta que en situaciones más cálidas (Figura 6.3 a).

En los lugares más cálidos en primavera y verano, con suelos más desarrollados, pero frecuentemente más secos, observamos que las plantas suelen ser herbáceas, tiene hojas más grandes y con mayor contenido en N (Capítulo 3). En particular en los sitios más secos además las plantas poseen hojas menos densas, es decir poseen hojas con poca inversión estructural. Éste conjunto de caracteres es indicativo de una tasa de adquisición de recursos más alta y una renovación de estructuras más rápida (Wright et al. 2004) (Figura 6.3 a). Esta composición funcional indica unas condiciones más favorables para la adquisición de recursos, por lo que las ventajas térmicas y edáficas de los sitios cálidos parecen compensar las desventajas de ser sitios más secos en verano. Es importante, sin embargo, matizar que estos resultados sugieren que en los lugares con veranos más cálidos, las ventajas térmicas y edáficas compensan las limitaciones impuestas por una sequía estival más acentuada sólo para las especies más competitivas que son capaces de adquirir rápidamente recursos antes de que la sequía estival limite su actividad. Mientras que las plantas con una adquisición de recursos más lenta quedarían excluidas de estas ventajas, puesto que el acortamiento del periodo vegetativo por efecto de la sequía impide la adquisición de recursos suficientes para estas especies.

Paradójicamente, la estrategia funcional de *Festuca curvifolia*, especie dominante en la Sierra de Guadarrama, no queda bien caracterizada dentro de los dos tipos de estrategias descritos anteriormente. Las especies esclerófilas tienen hojas duras y densas y por tanto muestran valores de LMA y LDMC altos. A pesar de que en ambientes mediterráneos la esclerofilia es una estrategia foliar típica, tan solo detectamos como significativa la relación entre LDMC y el pH del suelos (Capítulo 3). Dentro del conjunto de las especies que constituyen estas comunidades la mayoría son especies deciduas que renuevan sus dosel foliar cada año, por lo que las ventajas que confieren el poseer unas hojas duras y longevas no compensan el coste de producirlas anualmente. Sin embargo la esclerofilia de *Festuca curvifolia* parece ser una estrategia exitosa en aquellos ambientes más expuestos donde la cobertura de nieve no es prolongada (Capítulo 3) y por tanto la fotoasimilación puede comenzar pronto en la primavera y continuar en los otoños más húmedos antes de la llegada de la nieve gracias a unas hojas que confieren tolerancia al estrés hídrico y son más resistentes a los daños producidos por el viento y el hielo, que son frecuentes en los lugares más expuestos. Por otro lado si consideramos los resultados del Capítulo 4 la esclerofilia de *Festuca curvifolia* no es suficiente para determinar una renovación de sus estructuras especialmente lenta. Una parte importante de su biomasa está constituida por raíces finas, que son estructuras con una tasa de renovación alta (Gill et al. 2002; Lukack 2012) y que constituyen la vía principal de entrada de materia orgánica en el suelo de estos ecosistemas (Capítulo 4) (Figura 6.3 b).

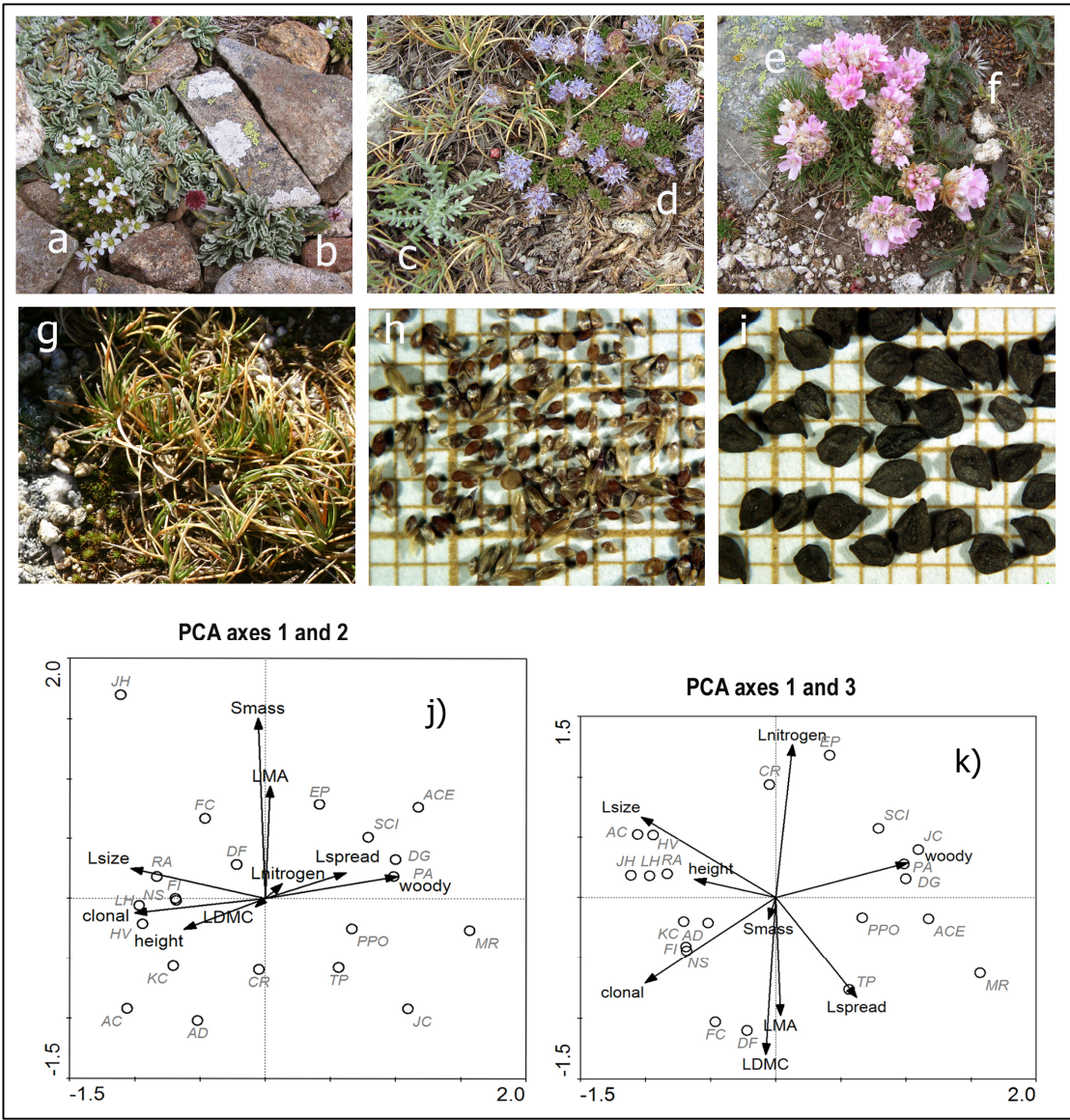


Figura 6.2. Las imágenes ilustran la diversidad de formas biológicas, morfología de la hojas o de las semillas de las plantas que habitan en los ecosistemas de alta montaña en el Sistema Central; **a)** *Minuartia recurva*; **b)** *Senecio boissieri*; **c)** *Jurinea humilis*; **d)** *Jasione crispa*; **e)** *Armeria caespitosa*; **f)** *Hieracium valhlii* subsp. *myriadenum*; **g)** semillas de *Agrostis delicatula*; **h)** semillas de *Dianthus gredensis* (el tamaño de las cuadrículas de las imágenes de semillas es de 1 x 1 mm). Los gráficos **j)** y **k)** muestran la composición funcional de los pastos de alta montaña en el Sistemas central según la ordenación PCA de los caracteres funcionales (Capítulo 3). Abreviaturas de las especies: AC, *Agrostis castellana*; ACE; *Armeria caespitosa*, AD, *Agrostis delicatula*; CR, *Cerastium ramosissimum*; DF, *Deschampsia flexuosa*; DG, *Dianthus gredensis*, EP, *Erysimum penyalarens*; FC, *Festuca curvifolia*; FI, *Festuca iberica*; HV, *Hieracium vahlii*; JC, *Jasione crispa*; JH, *Jurinea humilis*; KC, *Koeleria crassipes*; LH, *Luzula hispanica*; MR, *Minuartia recurva*; NS, *Nardus stricta*; PA, *Plantago alpina*, PPO, *Paronychia polygonifolia*; RA, *Rumex acetosella*; SCI, *Silene ciliata*; TP, *Thymus praecox*. Abreviaturas de los caracteres funcionales: *clonal*, con reproducción asexual, *height*, estatura de la planta; *LDMC* contenido foliar en peso seco; *LMA*, masa foliar específica; *Lnitrogen*, contenido de N foliar, *Lspread* extensión horizontal de la planta, *Smass*, masa de la semilla; *woody*, leñoso.

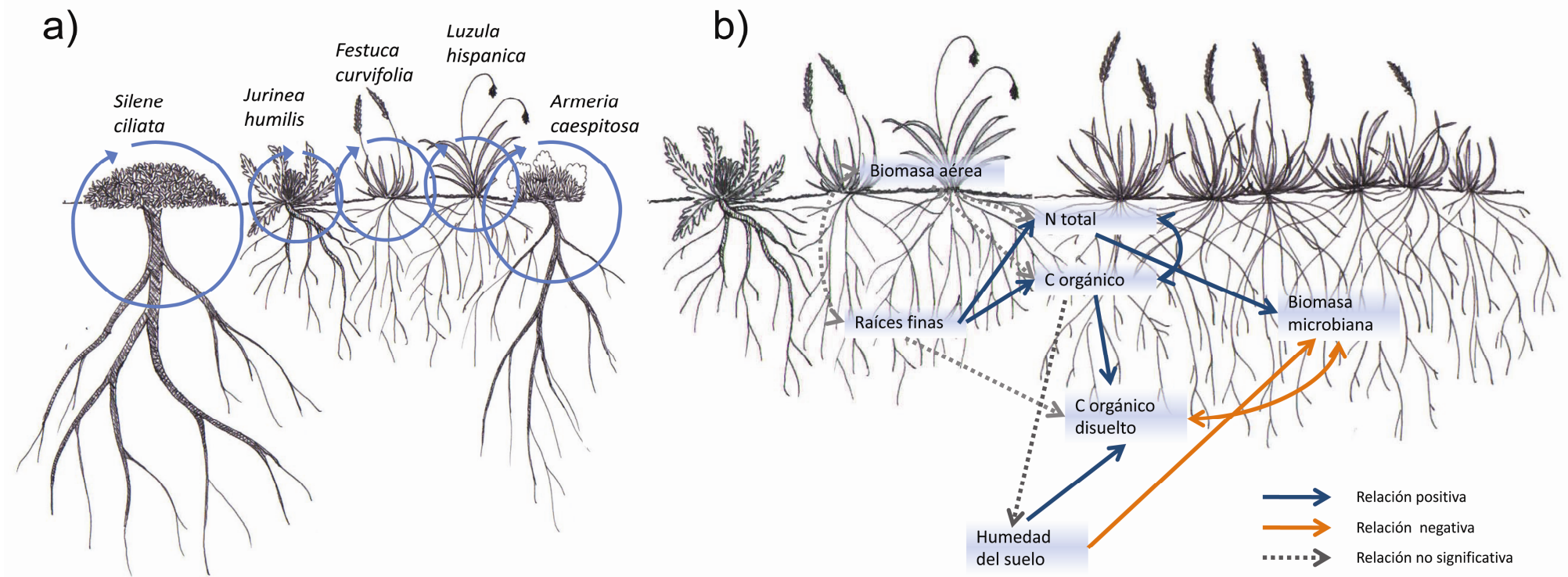


Figura 6.3. Estrategias funcionales y ciclo de C: **a)** esquema de algunas de las especies características de los pastos psicorxerófilos con biotipo y morfología diferentes. El tamaño de la circunferencia es indicativo de la tasa de renovación de sus estructuras y de adquisición de los recursos que sugieren sus caracteres funcionales. Ciclos más grandes indican tasas más lentas, ciclos más pequeños indican tasas más rápidas (Capítulo 3); **b)** resultados del análisis SEM en el que se identifican las relaciones entre la comunidad microbiana, la biomasa vegetal y parámetros edáficos (Capítulo 4).

Por otro lado, considerando la variación de los caracteres funcionales relacionados con la reproducción, observamos que las especies que habitan situaciones más secas frecuentemente tienen semillas más grandes y reproducción vegetativa (Capítulo 3). Esta combinación de caracteres sugiere estrategias ecológicas de las plantas para maximizar el establecimiento y permanencia en sitios secos. Semillas más grandes producen plántulas más grandes y por tanto con más posibilidades de superar un periodo de estrés ambiental como la sequía (Moles y Westoby 2004), mientras que la reproducción vegetativa aumenta las posibilidades de superar los periodos de sequía severos que pueden suponer la muerte de partes de la planta o limitar la reproducción sexual. Por tanto los resultados del Capítulo 3 sugieren que la sequía estival es un factor limitante para el establecimiento de las plantas en los ecosistemas de alta montaña mediterránea. Estos resultados son coherentes con la importancia de la disponibilidad de agua en las estrategias de establecimiento y procesos demográficos de las plantas en la alta montaña mediterránea descritos por Giménez-Benavides (2006) y García-Camacho (2009). Los resultados apoyan también la relevancia de la reproducción sexual en ecosistemas de alta montaña (Forbis 2003; Welling et al. 2005), además de en los lugares más secos, también en aquellos donde la cobertura de nieve permanece por más tiempo (Choler 2005), y por tanto contradice el papel poco relevante que, tradicionalmente, se le ha atribuido a la reproducción sexual en la demografía de las poblaciones vegetales en ambientes alpinos y árticos (; Archibold 1984; Billings y Money 1986).

Finalmente, la perturbación por herbivoría únicamente estaba relacionada significativamente con la estatura de las plantas (Capítulo 3). La estatura de las plantas es un carácter con patrones de variación complejos, relacionados con frecuencia con más de un factor (Westoby et al. 2002), por lo que es difícil en este caso caracterizar la respuesta de las plantas frente a la herbivoría. Entre los mecanismos que pueden subyacer bajo la relación entre estatura y herbivoría sugerimos la presencia de meristemas basales, habitualmente presentes en las plantas gramíneas, que son en el área de estudio las plantas habitualmente de mayor estatura (Figura 6.2). Otro factor alternativo es la posible selección de los herbívoros por las especies más palatables, puesto que en estas comunidades con frecuencia las plantas de mayor estatura tienen hojas más grandes y con mayor contenido en N (Figura 6.2).

Por sus estrategias funcionales es esperable que aquellas especies potencialmente más vulnerables al calentamiento global sean las especies de morfología almohadilladas y otras especies leñosas con hojas pequeñas, que actualmente ocupan los lugares más fríos y menos secos. Algunas de ellas alcanzan en estas montañas su límite meridional de distribución como *Minuartia recurva* o *Silene ciliata*. En general este conjunto de especies representa uno de los conjuntos más originales de la flora de alta montaña en el Sistema Central. Su lento crecimiento, falta de reproducción vegetativa y su preferencia por suelos poco desarrollados y pobres en nutrientes hace que estas especies sean también especialmente vulnerables a las perturbaciones por herbívoros. Por lo anteriormente expuesto consideramos que en futuros trabajos de seguimiento de las comunidades vegetales de alta montaña este grupo de especies podría ser considerado un grupo especialmente relevante para la detección de efectos del cambio global en estos ecosistemas.

Funcionamiento de ecosistemas de alta montaña mediterránea: ecología de la comunidad microbiana y su relación con el ciclo del C

La dinámica temporal de las comunidades microbianas del suelo y su relación con la comunidad vegetal es un factor determinante en los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas terrestres (Wardle 1998; Bardgett et al. 2005). En ecosistemas pobres en nutrientes las comunidades microbianas pueden desempeñar una doble función; según las condiciones ambientales la microbiota del suelo pueden ser una fuente o un sumidero de nutrientes (Wardle 1992; Jonasson et al. 1999; Michelsen et al. 2004). En particular, en ecosistemas con una estación seca se ha observado que la comunidad microbiana mantiene valores altos de biomasa, mientras que durante el periodo húmedo se produce una renovación de la comunidad microbiana que libera formas lábiles de C y nutrientes en el suelo (Raghubanshi 1991; Michelsen et al. 2004). Esta dinámica se ha interpretado como un mecanismo en el funcionamiento del ecosistema relevante para la conservación del C y nutrientes en el suelo (Michelsen et al. 2004). Al estudiar la dinámica de la comunidad microbiana de *Festuca curvifolia* y su relación con la humedad del suelo, la biomasa vegetal y el C orgánico disuelto encontramos similitudes con lo anteriormente descrito. En estos pastos de alta montaña mediterránea la comunidad microbiana es resistente a la sequía estival y mantiene unos valores de biomasa altos que apenas muestran variaciones durante el verano (Capítulo 4). La resistencia de la comunidad microbiana a la sequía conlleva que no se liberen nutrientes, provenientes de la lisis de los microorganismos, en un periodo en el que la actividad biológica de plantas y microorganismos es reducido y por tanto la demanda de recursos es escasa. Al mismo tiempo la relación negativa de la biomasa microbiana con la humedad y el C orgánico disuelto (Figura 6.3 b) sugiere que la comunidad se renueva durante la primavera y que en este proceso la muerte de una parte de los microorganismos puede contribuir a incrementar parcialmente la disponibilidad del C orgánico disuelto (Capítulo 4). Esta dinámica de la comunidad microbiana es diferente a la observada en ecosistemas de alta montaña templada donde la alternancia en la demanda de nutrientes de plantas y microorganismos se ha descrito como el principal mecanismo que determina las variaciones de la microbiota del suelo (Jaeger et al. 1999; Bardgett et al. 2005).

Al mismo tiempo, las comunidades microbianas y su actividad también muestran variaciones espaciales importantes relacionadas con la variación de diferentes factores ambientales (Wardle 1992). En particular, el estudio de las variaciones altitudinales permite abordar variaciones en la comunidad microbiana relacionadas con las condiciones climáticas y con cambios en la vegetación, y puede ser útil para evaluar posibles efectos de los procesos de cambio global sobre los ecosistemas (Díaz et al. 2003; Niklińska y Klimek 2007). Los resultados del Capítulo 5 mostraron que en la Sierra de Guadarrama la variación altitudinal en la descomposición de la materia orgánica era coherente con una mayor sensibilidad de la actividad microbiana al incremento de la temperatura (Q_{10}) en los suelos más fríos (Vanhala et al. 2008; Schindlbacher et al. 2010). La correlación de Q_{10} con el pH del suelo y la

tasa de respiración microbiana inducida (i.e. respiración microbiana con adicción de glucosa), que son dos parámetros que se han relacionado con la composición de la comunidad microbiana (Lipson 2007; Djukic et al. 2010b), sugieren que es probable que bajo las variaciones de Q_{10} subyazcan variaciones en la composición de la comunidad microbiana. Los resultados también indicaban que en los suelos de alta montaña de la Sierra de Guadarrama la descomposición de la materia orgánica, al menos en los diez primeros centímetros del suelo, estaba fuertemente limitada por la disponibilidad de una fuente de C fácilmente asimilable. Esta limitación coincide con lo observado en pastos de alta montaña en Pirineos por García-Pausas et al. (2008). Por otro lado, a pesar de que el C orgánico disuelto representa una fracción relativamente lábil del C orgánico en el suelo y que se ha descrito en diferentes ecosistemas terrestres como un sustrato para la actividad microbiana (Jandl y Sollings 1997; Smolander y Kitunen 2002), no detectamos una relación entre la limitación por una fuente de C fácilmente asimilable y el contenido en C orgánico disuelto del suelo. No obstante la biomasa microbiana, su actividad y el C orgánico disuelto estaban positivamente correlacionados a lo largo del gradiente altitudinal lo que concuerda con la estrecha relación de la comunidad microbiana y el contenido en C orgánico disuelto del suelo. Las discrepancias en el sentido de la relación entre el C disuelto y la biomasa microbiana observadas en el Capítulo 4 (relación negativa) y en el capítulo 5 (relación positiva) son reflejo de las diferentes dimensiones a las que se hicieron estas observaciones (variaciones temporales y espaciales, respectivamente) y son coherentes con el doble papel que puede desempeñar el C orgánico disuelto del suelo como sustrato o producto de la actividad microbiana (Qualls y Haines 1992; Smolander y Kitunen 2002).

Las diferencias observadas al comparar la descomposición de la materia orgánica del suelo de los piornornales y los pastos psicroxerófilos de *Festuca curvifolia* mostraron que la vegetación afectaba a la descomposición de la materia orgánica del suelo (Capítulo 5, Tabla 5.4). Los suelos bajo piornos mostraban diferencias en las condiciones microclimáticas, en particular en los meses de verano mantenían una temperatura más fresca, al menos en los diez primeros centímetros del suelo. En concordancia con la menor temperatura de los suelos bajo piornos, observamos que los valores de Q_{10} eran mayores que los observados en los pastos a altitudes similares. Estos resultados indican que la vegetación modula las variaciones en las condiciones térmicas del suelo determinadas por el gradiente altitudinal, y sugerimos que podría ser uno de los mecanismos por los que la sensibilidad de la respiración al incremento de la temperatura no siempre muestra el mismo patrón con la variación altitudinal (e.g. Kätterer et al. 1998; Lipson 2007; Niklińska y Klimek 2007). Por otro lado en los suelos bajo piornos el contenido de todas las formas de C orgánico medidas (i.e. C orgánico total, C orgánico disuelto, C microbiano) resultó ser significativamente mayor que en suelos bajo pastos. La mayor acumulación de C orgánico bajo piornos coincidía con una tasa de respiración microbiana menor y con una limitación mayor por una fuente de C fácilmente asimilable, lo que interpretamos como indicativo de que la biomasa que aportan los piornos al suelo es más recalcitrante que la biomasa que aportan los pastos de *Festuca curvifolia*. Estos resultados coinciden con los efectos de la

matorralización de pastos de alta montaña observado en Pirineos por Montané et al. (2010). Además nuestros resultados sugieren que al menos una parte del C orgánico disuelto bajo los piornos no es fácilmente degradable por la comunidad microbiana, puesto que la limitación por una fuente de C fácilmente asimilable era mayor bajo piornos, a pesar de que simultáneamente mostraban un contenido de C orgánico disuelto mayor. Aunque como ya hemos comentado anteriormente el C orgánico disuelto es una forma lábil de C orgánico de suelo y constituye un sustrato importante para la actividad microbiana del suelo, también se han descrito diferencias en la biodegradabilidad de C orgánico disuelto en suelos de diferentes ecosistemas, cuya proporción de C lábil puede variar del 4% al 88% (Kalbitz et al. 2003).

Ante futuros procesos de cambio, los resultados indican que las variaciones en los patrones de precipitación en ecosistemas de alta montaña mediterránea podrían alterar la dinámica estacional de las comunidades microbianas y por tanto la disponibilidad y conservación de formas lábiles de C y nutrientes en el suelo, lo que finalmente podría tener efectos en la productividad de estos ecosistemas. Al mismo tiempo nuestros resultados sugieren que a corto plazo un incremento de las temperaturas puede acelerar la descomposición de la materia orgánica en el área de estudio y especialmente en aquellos suelos de las localidades situadas a mayor altitud o bajo piornos, que son más sensibles al aumento de las temperaturas. No obstante es esperable que el incremento de la descomposición de la materia orgánica del suelo en respuesta a un aumento de las temperaturas esté condicionado por la disponibilidad de agua (Reichstein et al. 2002; Rey et al. 2002), cuyos efectos en la descomposición de la materia orgánica no han sido abordados en esta memoria de tesis. Además los resultados muestran que el ciclo de C puede ser alterado si el aumento de las temperaturas a largo plazo conlleva un cambio en la vegetación y una progresiva colonización de las comunidades de pastos por comunidades arbustivas de piorno. En particular, las diferencias detectadas al comparar pastos y piornales indican que es probable que se produzca un aumento del contenido en C orgánico del suelo en los primeros centímetros del suelo. Sin embargo el posible efecto mitigador de las emisiones de CO₂ que potencialmente puede tener la matorralización de las comunidades de pastos en el área de estudio es incierto (Powlson et al. 2011). En primer lugar porque nuestros resultados no son extrapolables a lo que sucede a una profundidad mayor en dichos suelos. Y en segundo lugar porque no hemos comparado las diferencias en la descomposición de la materia orgánica del suelo en otras comunidades como los pastos húmedos de *Nardus stricta* o cervunales. La matorralización de los cervunales, comunidades cuya extensión se ha reducido en las últimas décadas (Muñoz y García-Romero 2004, García-Romero y Muñoz 2010), puede tener efectos diferentes, puesto que la matorralización de pastos húmedos frecuentemente conlleva la pérdida de C orgánico del suelo (Jackson et al. 2002). Finalmente desde un punto de vista conservacionista la matorralización de las comunidades vegetales en el Sistema Central conllevaría la pérdida del hábitat de especies orófilas características de los pastos psicroxerófilos y puede hacer que estas áreas sean más vulnerables a los incendios.

7. Conclusiones

Conclusiones y perspectivas

Conclusiones

- Las variables ambientales determinantes de la composición florística y funcional en las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central fueron variables climáticas relacionadas con las condiciones térmicas de primavera y verano, la humedad estival del suelo y la duración de la cobertura nival; variables edáficas como el contenido en N y el pH de los suelos y finalmente la intensidad de la perturbación por herbívoros.
- En la Sierra de Guadarrama las situaciones de mayor complejidad estructural y heterogeneidad espacial de los pastos psicroxerófilos de *Festuca curvifolia* parecen estar relacionadas con una mayor heterogeneidad ambiental determinada por condiciones de mayor rigurosidad climática y por perturbación por herbívoros.
- La frecuente distribución agregada de algunas de las especies vasculares podría estar relacionada con interacciones positivas. Estas especies difieren en biotipo, dispersión, tipo de crecimiento y requerimientos ecológicos, pero todas ellas participan en asociaciones positivas, siendo éstas más frecuentes que las asociaciones negativas, en todas las exposiciones. Por otro lado la frecuente asociación en el espacio, que hemos detectado entre especies de criptógamas podría deberse a que compartan un mismo microhábitat.
- Las variaciones en la composición funcional de las comunidades vegetales estudiadas se relaciona con la variabilidad ambiental. En los lugares más fríos y con suelos menos desarrollados las plantas suelen mostrar una combinación de caracteres funcionales indicativos de una adquisición de recursos lenta, mientras que en los lugares más cálidos, con suelos más desarrollados y frecuentemente más secos en verano las plantas suelen mostrar una combinación de caracteres funcionales indicativos de una adquisición de recursos relativamente más rápida. Las especies que habitan los lugares más secos en verano con frecuencia tienen semillas más grandes y reproducción vegetativa. Ambos caracteres pueden estar relacionados con estrategias funcionales que maximicen establecimiento y persistencia frente a la sequía estival.
- Las diferentes composiciones funcionales identificadas con relación a la variabilidad ambiental sugieren que en los pastos psicroxerófilos de la alta montaña mediterránea las temperaturas bajas durante el periodo vegetativo, pueden ser el principal factor limitante para la adquisición de recursos para las plantas, mientras que la sequía estival puede ser el principal factor limitante para su establecimiento.

- La sequía estival durante el verano determina diferencias funcionales en el ciclo del C en los pastos de alta montaña mediterránea en comparación a lo anteriormente descrito en ecosistemas de alta montaña templada. En el área de estudio la comunidad microbiana del suelo es resistente a la sequía y es probable que desempeñe un papel en la conservación del carbono del suelo durante el periodo de sequía estival.
- Durante el verano la sensibilidad a la temperatura de la descomposición de la materia orgánica es mayor en aquellos suelos más fríos. Una menor temperatura del suelo puede estar condicionada por el incremento altitudinal o por la presencia de un dosel arbustivo que sombrea el suelo durante el verano.
- Los piornales de *Cytisus oromediterraneus* determinan cambios en las condiciones microclimáticas del suelo, una mayor sensibilidad a la temperatura de la descomposición de la materia orgánica, mayores contenidos de las diferentes formas de C orgánico medidas (i.e. SOC, DOC, C microbiano) y una menor disponibilidad de C para la actividad microbiana que en los suelos de pasto de *Festuca curvifolia*.

Perspectivas frente al cambio global

- Actualmente en la Sierra de Guadarrama las especies orófilas ya ocupan las situaciones más expuestas y frías en las cimas estudiadas, por lo que la capacidad de las cimas más elevadas para albergar nuevos microclimas ante un cambio de las condiciones climáticas puede ser limitada.
- Por sus estrategias funcionales es esperable que aquellas especies potencialmente más vulnerables al calentamiento global sean las especies de morfología almohadilladas (caméfitos pulviniformes) y otras especies leñosas con hojas pequeñas, que actualmente ocupan los lugares más fríos. Estas especies representan uno de los conjuntos más originales de la flora de alta montaña en el Sistema Central. Su lento crecimiento, falta de reproducción vegetativa y su preferencia por suelos poco desarrollados y pobres en nutrientes hace que estas especies sean también especialmente vulnerables a las perturbaciones por herbívoros.
- Futuras variaciones en los patrones de precipitación en ecosistemas de alta montaña mediterránea podrían alterar la dinámica estacional de las comunidades microbianas y por tanto la disponibilidad y conservación de formas lábiles de C y nutrientes en el suelo, lo que finalmente podría tener efectos en la productividad de estos ecosistemas.

- Un incremento de las temperaturas en el área de estudio puede acelerar a corto plazo la descomposición de la materia orgánica especialmente en los suelos situados a mayor altitud, ya que estos son más sensibles al aumento de la temperatura.
- El ciclo del C puede ser alterado en el área de estudio si el aumento de las temperaturas a largo plazo conlleva una progresiva colonización de las comunidades de pastos por comunidades arbustivas de piorno.

8. Referencias

Referencias

- Aguiar MR, Sala OE. 1994. Competition, Facilitation, Seed Distribution and the Origin of Patches in a Patagonia Steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aguiar MR, Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 273-277.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. *Rangeland Ecology & Management* 59:648-654.
- Albert MJ, Escudero A, Iriondo JM. 2001. Female reproductive success of narrow endemic *Erodium pularense* in contrasting microhabitats. *Ecology* 82: 1734-1747.
- Allen AS, Schlesinger WH. 2004. Nutrient limitations to soil microbial biomass and activity in loblolly pine forests. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 581-589.
- Anderson JPE, Domsch KH. 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 10: 215-221.
- Andrés N, García-Romero A, Muñoz J, Palacios D. 2007. Control of snow cover duration in geomorphologic and biogeographic dynamics in Mediterranean mountains: Manzanares valley head, Sierra de Guadarrama (Spain). *Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementary Issues*, 51: 91-111.
- Andrés N, Palacios D. 2010. Cobertura nival y distribución de la temperatura en el suelo en las cumbres de la Sierra de Guadarrama. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 36: 7-36.
- Archibold OW. 1984. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic, and alpine soils. *Canadian Field-Naturalist* 98: 337-344.
- Arroyo MTK, Cavieres LA, Peñaloza A, Arroyo-Kalin MA. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology* 169: 121-129.
- Aubin I, Ouellette M-H, Legendre P, Messier C, Bouchard A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field - deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20: 185-198.
- Baath E, Anderson TH. 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 955-963.
- Badano EI, Molina-Montenegro MA, Quiroz C, Cavieres LA. 2002. Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 757-765.
- Bardgett RD. 2005. *The Biology of Soil. A community and ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Bardgett RD, Streeter TC, Cole L, Hartley IR. 2002. Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology* 19: 121-134.
- Bardgett RD, Streeter TC, Bol R. 2003. Soil microbes compete effectively with plants for organic-nitrogen inputs to temperate grasslands. *Ecology* 84: 1277-1287.
- Bardgett RD, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 634-641.
- Bardgett RD. 2008. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press,

- Oxford.
- Bekku YS, Nakatsubo T, Kume A, Koizumi H. 2004. Soil Microbial Biomass, Respiration Rate, and Temperature Dependence on a Successional Glacier Foreland in Ny-Ålesund, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 395–399.
- Bell G. 2005. The Co-Distribution of Species in Relation to the Neutral Theory of Community Ecology. *Ecology* 86: 1757-1770.
- Bell KL, Hiatt HD, Niles WE. 1979. Seasonal Changes in Biomass Allocation in Eight Winter Annuals of the Mojave Desert. *Journal of Ecology* 67: 781-787.
- Belyea LR, Lancaster J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Beniston M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic Change* 59: 5-31.
- Bertin L, Dellavedova R, Gualmini M, Rossi G, Tomaselli M. 2001. Monitoring plant diversity in the northern Apennines, Italy. *Archivio Geobotanico* 7: 71-74.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Betler PM. 1989. *EQS structural equations program manual*. BMDP Statistical Software, Los Angeles, USA.
- Billings WD, Bliss LC. 1959. An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology* 40: 388-397.
- Billings WD, Mooney HA. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* 43: 481-529.
- Björk RG, Molau U. 2007. Ecology of Alpine Snowbeds and the Impact of Global Change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 34-43.
- Blagodatskaya EV, Anderson TH. 1998. Interactive effects of pH and substrate quality on the fungal-to-bacterial ratio and qCO₂ of microbial communities in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1269-1274.
- Bliss LC. 1971. Arctic and Alpine Plant Life Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438.
- Bocard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Bolòs O, Vigo J. 1984-2001. *Flora dels països catalans*. Barcino, Barcelona.
- Bonham CD. 1989. *Measurements for Terrestrial Vegetation*. John Wiley & Sons, New York.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453-459.
- Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK 1998. Inorganic nitrogen and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry* 43: 1-15.
- Brooks PD, Williams MW. 1999. Snowpack controls on nitrogen cycling and export in seasonally snow-covered catchments. *Hydrological Processes* 13: 2177-2190.
- Brooker RW. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284.
- Brookes PC, Landman A, Pruden G, Jenkinson DS. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17: 837-842.
- Browman DL. 1990. High altitude camelid pastoralism the Andes. In: Galaty JG and Johnson LC, eds. *The world of pastoralism: herding systems in comparative perspective*. Guildfor Press, New

- York: 323-353
- Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes JA, Oskanen L, Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17: 37-46.
- Callaway R. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Callaway RM, Kikodze D, Chiboshvili M, Khetsuriani L. 2005. Unpalatable Plants Protect Neighbors from Grazing and Increase Plant Community Diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.
- Carlsson B, Callaghan TV. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology* 79: 973.
- Castroviejo S, Laínz M, López-González G et al. (eds.) 1986–2008. *Flora ibérica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*, vols 1–8, 10, 14–15, 18, 21. Real Jardín Botánico de Madrid, C.S.I.C., Madrid
- Cavieres LM, Arroyo MTK, Peñazola A, Molina-Montenegro M, Torres C. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13: 547-554.
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gomez-Gonzalez S, Molina-Montenegro MA. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59-69.
- Chambers JC, MacMahon A, Haefner JH. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: Effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology* 72: 1668-1677.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chen M, Alexander M. 1973. Survival of soil bacteria during prolonged desiccation. *Soil Biology and Biochemistry* 5: 213-221.
- Chen H, Harmon ME, Griffiths RP, Hicks W. 2000. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots. *Forest Ecology and Management* 138: 51-64.
- Cheng W, Zhang Q, Coleman DC, Ronald Carroll C, Hoffman CA. 1996. Is available carbon limiting microbial respiration in the rhizosphere? *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1283-1288.
- Choler P. 2005. Consistent Shifts in Alpine Plant Traits along a Mesotopographical Gradient. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37: 444-453.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.
- Cioci C, Corti G, Agnellia A, Cocco S. 2008. Role of the altitude on the organic matter preservation in soils under a secondary prairie on the Majella massif (Italy). *Agrochimica*.
- Coldea G, Pop A. 2004. Floristic diversity in relation to geomorphological and climatic factors in the subalpine-alpine belt of the Rodna Mountains (The Romanian Carpathians). *Pirineos* 158-159: 61-72.
- Collantes F. 2009. The Demise of European Mountain Pastoralism: Spain 1500-2000. *Nomadic Peoples* 13: 124-145.
- Cook BD, Allan DL. 1992. Dissolved organic carbon in old field soils: Total amounts as a measure of

- available resources for soil mineralization. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 585-594.
- Cornelissen JHC, Perez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cénabolin B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Austral Journal of Botany* 51: 335-380.
- Corre MD, Schnabel RR, Stout WL. 2002. Spatial and seasonal variation of gross nitrogen transformations and microbial biomass in a Northeastern US grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 445-457.
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M. 1999. Evolutionary Divergences in Leaf Structure and Chemistry, Comparing Rainfall and Soil Nutrient Gradients. *Ecological Monographs* 69: 569-588.
- Davidson EA, Janssens IA. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440: 165-172.
- del Río S, Herrero L, Fraile R, Penas A. 2011. Spatial distribution of recent rainfall trends in Spain (1961–2006). *International Journal of Climatology* 31: 656-667.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Diaz HF, Grosjean M, Graumlich L. 2003. Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present and Future. *Climatic Change* 59: 1-4.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD. 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Díaz-Pinés E. 2011. *Stocks de carbon en el suelo del ecotono entre pino Silvestre (Pinus sylvestris L.) y rebollo (Quercus pyrenaica Wild.) en la España central*. Tesis Doctoral. ETSI Montes. Universidad Politécnica de Madrid, Spain.
- Djukic I, Zehetner F, Tatzber M, Gerzabek MH. 2010a. Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173: 30-38.
- Djukic I, Zehetner F, Mentler A, Gerzabek MH. 2010b. Microbial community composition and activity in different Alpine vegetation zones. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 155-161.
- Dolph GE, Dilcher DL. 1980. Variation in Leaf Size with Respect to Climate in Costa Rica. *Biotropica* 12: 91-99.
- Dorado M. 2002. El medio físico de las Sierras de Gredos. La historia geológica. En: Corrales L (coord.) *Recursos Naturales de las Sierras de Gredos*. Diputación Provincial de Ávila e Instituto Gran Duque de Alba, Ávila.
- Dray S, Legendre P. 2008. Testing the species traits-environmental relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Dullinger S, Kleinbauer I, Pauli H, Gottfried M, Brooker R, Nagy L, Theurillat JP, Holten JJ, Abdaladze O, Benito J-L, Borel J-L, Coldea G, Ghosn D, Kanka R, Merzouki A, Klettner C, Moiseev P, Molau U, Reiter K, Rossi G, Stanisci A, Tomaselli M, Unterlugauer P, Vittoz P, Grabherr G. 2007. Weak and variable relationships between environmental severity and small-scale co-occurrence in alpine plant communities *Journal of Ecology* 95: 1284-1284.

- Dye DG. 2002. Variability and trends in the annual snow-cover cycle in Northern Hemisphere land areas, 1972-2000. *Hydrological Processes* 16: 3065-3077.
- Eckstein RL, Karlsoon PS, Weih M. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate arctic-regions. *New Phytologist* 143: 177-189.
- Edwards AC, Scalenghe R, Freppaz M. 2007. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: A review. *Quaternary International* 162-163: 172-181.
- Ehrenfeld JG, Han X, Parsons WFJ, Zhu W. 1997. On the nature of environmental gradients. Temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey pineland. *Journal of Ecology* 85: 785-798.
- Engler R, Randin CF, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann NE, Araújo MB, Pearman PB, Le Lay G, Piedallu C, Albert CH, Choler P, Coldea G, De Lamo X, Dirnböck T, Gégout J-C, Gómez-García D, Grytnes J-A, Heegaard E, Høistad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Púscas M, Sebastiá M-T, Stanisci A, Theurillat J-P, Trivedi MR, Vittoz P, Guisan A. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17: 2330-2341.
- Escudero A, Giménez-Benavides L, Iriondo JM, Rubio A. 2004. Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 518-527.
- Fajardo A, Quiroz CL, Cavieres LA. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? *Journal of Vegetation Science* 19: 87-96.
- Feeley KJ, Silman MR, Bush MB, Farfan W, Cabrera KG, Malhi Y, Meir P, Revilla NS, Quisíyupanqui MNR, Saatchi S. 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38: 783-791.
- Fernández Mosquera D, Marti K, Vidal Romani JR, Weigel A. 2000. Late Pleistocene deglaciation chronology in the NW of the Iberian Peninsula using cosmic-ray produced ^{21}Ne in quartz. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 172: 832-837.
- Fernández-González F. 1992. Vegetación del valle del Paular. *Lazaroa* 12: 153-272.
- Fierer N, Colman BP, Schimel JP, Jackson RB. 2006. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles* 20: GB3026: 1-10.
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, Bradford MA, Cleveland CC. 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters* 12: 1238-1249.
- Fisk MC, Schmidt SK, Seastedt TR. 1998. Topographic patterns of above-and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. *Ecology* 79: 2253-2266.
- Forbis TA. 2003. Seedling demography in an alpine ecosystem. *American Journal of Botany* 90: 1197-1206.
- Frenzel B, Pécsi M, Velichko AA. 1992. *Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere, Late Pleistocene-Holocene*. Gustav Fisher, Budapest.
- García-Camacho R, Escudero A. 2008. Reproduction of an early-flowering Mediterranean mountain narrow endemic (*Armeria caespitosa*) in a contracting mountain island. *Plant Biology* 11: 515-524.
- García-Camacho R. 2009. Evaluación del éxito reproductivo de *Armeria caespitosa* en el contexto de cambio climático en la alta montaña mediterránea. Tesis Doctoral. Departamento de

- Matemáticas y Física Aplicadas y Ciencias de la Naturaleza. Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, Madrid.
- García-Pausas J, Casals P, Camarero L, Huguet C, Sebastià MT, Thompson R, Romanyà J. 2007. Soil organic carbon storage in mountain grasslands of the Pyrenees: effects of climate and topography. *Biogeochemistry* 82: 279-289.
- García-Pausas J, Casals P, Camarero L, Huguet C, Thompson R, Sebastià M-T, and Romanyà J. 2008. Factors regulating carbon mineralization in the surface and subsurface soils of Pyrenean mountain grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2803-2810.
- García-Pausas J, Casals P, Romanyà J, Vallecillo S, Sebastià M.T. 2011. Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant and Soil* 340:315-326.
- García Romero A, Muñoz Jiménez J. 2010. Modificaciones recientes de la cubierta nival y evolución de la vegetación supraforestal en la Sierra de Guadarrama, España: el Puerto de los Neveros. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 36: 109-143.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Leps J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Sternberg M, Theau J-P, Thébault AI, Vile D, Zarovali MP. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.
- Gates DM. 1980. *Biophysical ecology*. Springer, New York.
- Gavilán RG, Fernández-González F, Blasi C. 1998. Climatic classification and ordination of the Spanish Sistema Central: relationships with potential vegetation. *Plant Ecology* 139: 1-11.
- Gavilán RG, Sánchez-Mata D, Escudero A, Rubio A. 2002. Spatial structure and interspecific interactions in Mediterranean high mountain vegetation (Sistema Central, Spain). *Israel Journal of Plant Sciences* 50: 217-228.
- Gauslaa Y. 1984. Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Ecography* 7: 5-6.
- Gershenson A, Bader NE, Cheng W. 2009. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Global Change Biology* 15: 176-183.
- Gil Montero R, Mathieu J, Singh C. 2009. Mountain Pastoralism 1500-2000: An Introduction. *Nomadic Peoples* 13: 1-16.
- Gill RA, Burke IC, Lauenroth WK, Milchunas DG. 2002. Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology* 159: 241-251.
- Giménez Benavides L, Escudero A, Pérez-García F. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species: altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research* 20: 433-444.
- Giménez Benavides L. 2006. Cambio climático en la alta montaña mediterránea. Ecología reproductiva, potencial adaptativo y viabilidad poblacional de *Silene ciliata*. Tesis Doctoral. Departamento de Matemáticas y Física Aplicadas y Ciencias de la Naturaleza Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, Madrid.
- Giménez Benavides L, Escudero A, Iriondo JM. 2007. Reproductive limits of a late-melting high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist* 173: 367-382.

- Gitay H, Brown S, Easterling W, Jallow B. 2001: Ecosystems and their goods and services. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS. Eds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Givnish TJ. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131-160.
- Gottfried M, Pauli H, Futschik A, Akhalkatsi M, Barancok P, Benito Alonso JL, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Fernandez Calzado MR, Kazakis G, Krajci J, Larsson P, Mallaun M, Michelsen O, Moiseev D, Moiseev P, Molau U, Merzouki A, Nagy L, Nakhutsrishvili G, Pedersen B, Pelino G, Puscas M, Rossi G, Stanisci A, Theurillat J-P, Tomaselli M, Villar L, Vittoz P, Vogiatzakis I, and Grabherr G. 2012 Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- Grabherr G, Gottfried M, Gruber A, Pauli H. 1995. Patterns and current changes in alpine plant diversity *Arctic and Alpine Biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*. Springer, Berlin. 167-181.
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- Granados I, Toro M. 2000. Recent warming in a high mountain lake (Laguna Cimera, Central Spain) inferred by means of fossil chironomids. *Journal of Limnology* 59: 109-119.
- Griffiths RI, Whiteley AS, O'Donnell AG, Bailey MJ. 2003. Physiological and Community Responses of Established Grassland Bacterial Populations to Water Stress. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 6961-6968.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2nd edn. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime JP. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd edn. Wiley, Chichester.
- Gross N, Suding KN, Lavorel S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18: 289-300.
- Gruber N, Galloway JN. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451: 293-296.
- Gutiérrez-Girón A, Gavilán R. 2010. Spatial patterns and interspecific relations analysis help to better understand species distribution patterns in a Mediterranean high mountain grassland. *Plant Ecology* 210: 137-151.
- Halloy S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* 1: 291-304
- Halstead P. 1987. Traditional and Ancient Rural Economy in Mediterranean Europe: Plus Ça Change? *The Journal of Hellenic Studies* 107: 77-87.
- Hendricks JJ, Nadelhoffer KJ, Aber JD. 1993. Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 174-178
- Herben T, During HJ, Krahulec F. 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: species autocorrelations in space and time. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 185-196.
- Hitz C, Egli M, Fitze P. 2001. Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*

164: 389-397.

- Hofmann H. 1998. A monograph of the genus *Homalothecium* (Brachytheciaceae, Musci). *Lindbergia* 23: 119-159.
- Hoyos A, Hernando J, Cuchi MJ, Egido JA. 1980. Caracterización de suelos del Sistema Central. II. Umbrepts. *Anales de edafología y agrobiología* 39: 721-741.
- Hudson BD. 1994. Soil organic matter and available water capacity. *Journal of Soil Water Conservation* 49: 189-194.
- Huelber K, Gottfried M, Pauli H, Reiter K, Winkler M, Grabherr G. 2006. Phenological Responses of Snowbed Species to Snow Removal Dates in the Central Alps: implications for Climate Warming. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 38: 99-103.
- Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology* 71: 478-491.
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56-61.
- Hui D, Jackson RB. 2006. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytologist* 169: 85-93.
- Huntley B. 1991. How Plants Respond to Climate Change: Migration Rates, Individualism and the Consequences for Plant Communities. 15-22.
- Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK. 2003. Toward Understanding the Consequences of Soil Heterogeneity for Plant Populations and Communities. *Ecology* 84: 2322-2334.
- Illa E, Carrillo E, Ninot JM. 2006. Patterns of plant traits in Pyrenean alpine vegetation. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201: 528-546.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the scientific basis. Synthesis report. Contributions of Working Groups I, II, and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change. IPCC. Ginebra.
- Iriondo JM, Albert MJ, Escudero A. 2003. Structural equation modelling: an alternative for assessing causal relationships in threatened plant populations. *Biological Conservation* 113: 367-377.
- Jackson RB, Banner JL, Jobbagy EG, Pockman WT, and Wall DH. 2002. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418: 623-626
- Jandl R, Sollins P. 1997. Water-extractable soil carbon in relation to the belowground carbon cycle. *Biology and Fertility of Soils* 25: 196-201
- Jaeger CH, Monson RK, Fisk MC, Schmidt SK. 1999. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology* 80: 1883-1891.
- Jandl R, Sollins P. 1997. Water-extractable soil carbon in relation to the belowground carbon cycle. *Biology and Fertility of Soils* 25: 196-201.
- Jingguo W, Bakken LR. 1997. Competition for nitrogen during mineralization of plant residues in soil: Microbial response to C and N availability. *Soil Biology and Biochemistry* 29: 163-170.
- Joergensen GR, Scheu S. 1999. Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorus in a forest Rendzina. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 859-866.
- Johnson PL, Billings WD. 1962. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecological Monographs* 32: 105-135.
- Jonasson S, Michelsen A, Schmidt IK, Nielsen EV. 1999. Responses in microbes and plants to changed

- temperature, nutrient, and light regimens in the Arctic. *Ecology* 80: 1828-1843.
- Kalbitz K, Schmerwitz J, Schwesig D, Matzner E. 2003. Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma* 113: 273-291.
- Kalbitz K, Kaiser K. 2008. Contribution of dissolved organic matter to carbon storage in forest mineral soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171: 52-60.
- Kandeler E. 1995. Total Nitrogen. In: Schinner R, Öhlinger R, Kandeler E and Margesin R, eds. *Methods in Soil Biology*. Berlin Heidelberg New York. 403-406.
- Kandeler E, Böhm KE. 1996. Temporal dynamics of microbial biomass, xylanase activity, N mineralisation and potential nitrification in different tillage systems. *Applied Soil Ecology* 4.
- Kates RW, Turner PL, Clark WC. 1990. The great transformation. In: Turner PL, Clark WC, Kates RW, Richards JF, Mathews JT and Meyer WB, eds. *The earth as transformed by human action*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kätterer T, Reichstein M, Andrén O, Lomander A. 1998. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils* 27: 258-262.
- Kaye JP, Hart SC. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 139-143.
- Kazakis G, Ghosn D, Vogiatzakis IN, Papanastasis VP. 2006. Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Lefka Ori, Crete. *Biodiversity and Conservation* 24: 411-418.
- Keddy PA. 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy P, Weiher E. 1999. Introduction: The scope and goals of research on assembly rules. In Weiher E and Keddy (eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kent M, Coker P. 1992. *Vegetation Description and Analysis. A practical Approach*. CRC Press, Boca Ratón.
- Kikvidze ZN, Nakhutsrishvili G. 1998. Facilitation in Subnival Vegetation Patches. *Journal of Vegetation Science* 9: 261-264.
- Kikvidze Z, Khetsuriani L, Kikodze D, Callaway RM. 2001. Facilitation and interference in subalpine meadows of central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 12: 833-838.
- Kikvidze Z, Pugnaire FI, Brooker RW, Choler P, Lortie CJ, Michalet R, Callaway RM. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology* 86: 1395-1400.
- Kirschbaum MUF. 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 753-760.
- Klanderud K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology* 93: 127-137.
- Klanderud K, Birks HJB. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene* 13: 1-6.
- Körner C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology in high mountain ecosystems*. 2nd ed Springer, Berlin.
- Körner C, Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 42: 25-57.
- Kudo G, Ito K. 1992. Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Plant Ecology* 98: 165-174.

- Kudo G, Nordenhäll U, Molau U. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production and shoot growth of alpine plants: Comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. *Ecoscience* 6: 439-450.
- Kullman L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90: 68-77.
- Larcher W. 1983. Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen. *Berichte der Deutschen Gesellschaft* 96: 73-85.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison S, McIntyre S, Pausas J, Pérez-Harguindeguy N, Roument C, Urcelay C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Canadell J, Pataki D and Pitelka LF, eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Berlin, Heildelberg.
- Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien ML. 1997. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Ámsterdam, The Netherlands.
- Leps J, Smilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM. 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen desposition gradient in Alaska. *Ecology* 83: 104-115.
- Lipson DA, Monson RK. 1998. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events. *Oecologia* 113: 406-414.
- Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK. 1999. Links between Microbial Population Dynamics and Nitrogen Availability in an Alpine Ecosystem. *Ecology* 80: 1623-1631.
- Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK. 2000. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 441-448.
- Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK. 2002. Changes in Soil Microbial Community Structure and Function in an Alpine Dry Meadow Following Spring Snow Melt. *Microbial Ecology* 43: 307-314.
- Lipson DA. 2007. Relationships between temperature responses and bacterial community structure along seasonal and altitudinal gradients. *Microbial Ecology* 59: 418-427.
- Liu W, Zhang ZHE, Wan S. 2009. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology* 15: 184-195.
- Loison A, Toigo C, Gaillard JM. 2003. Large herbivores in European alpine ecosystems: current status and challanges for the future. In: Nagy L, Grabherr G, Körner C and Thompson DBA, eds. *Alpine Biodiversity in Europe*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- López-Merino L, López-Sáez JA, Alba-Sánchez F, Pérez-Díaz S, Carrión JS. 2009. 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158: 42-51.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI, Callaway RM. 2004. Rethinking

- plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Loya WM, Johnson LC, Nadelhoffer KJ. 2004. Seasonal dynamics of leaf- and root derived C in arctic tundra mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 655-666.
- Löffler J. 2005. Snow cover dynamics, soil moisture variability and vegetation ecology in high mountain catchments of central Norway. *Hydrological Processes* 19: 2385-2405.
- Lukac M. 2012. Fine Root Turnover In: Mancuso S, ed. *Measuring Roots*. Berlin: Springer Berlin Heidelberg. 363-373.
- Lusk CH, Onoda Y, Kooyman R, Gutiérrez-Girón A. 2010. Reconciling species-level vs plastic responses of evergreen leaf structure to light gradients: shade leaves punch above their weight. *New Phytologist* 186: 429-438.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Maire R. 1924. *Etudes sur la Vegetation et la Flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas Marocains*. L'Institut Scientifique Cherifien, Rabat.
- Malaeb ZA, Summer JK, Pugsek BH. 2000. Using structural equation modeling to investigate relationships among ecological variables. *Environmental and Ecological Statistics* 7:93-111.
- Mariotti A, Zeng N, Yoon J-H, Artale V, Navarra A, Alpert P, Laurent ZXL. 2008. Mediterranean water cycle changes: transition to drier 21st century conditions in observations and CMIP3 simulations. *Environmental Research Letters* 3: 044001.
- Mayo C. 2002. El medio físico de las Sierras de Gredos. Descripción morfológica. En: Corrales L (coord). *Recursos Naturales de las Sierras de Gredos*. Diputación Provincial de Ávila e Instituto Gran Duque de Alba, Ávila
- McCulley RL, Archer SR, Boutton TW, Hons FM, Zuberer DA. 2004. Soil respiration and nutrient cycling in wooded communities developing in grassland. *Ecology* 85: 2804-2817.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA. 1999. Disturbance Response in Vegetation: Towards a Global Perspective on Functional Traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. 2002. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Science* 298: 2173-2176.
- Michelsen A, Andersson M, Jensen M, Kjoller A, Gashew M 2004. Carbon stocks, soil respiration and microbial biomass in fire-prone tropical grassland, woodland and forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1707-1717.
- Milchunas DG, Lauenroth WK. 2001. Belowground Primary Production by Carbon Isotope Decay and Long-term Root Biomass Dynamics. *Ecosystems* 4: 139-150.
- Mitchell RJ. 1993. Path analysis: pollination. In: Scheiner, S.M. and Gurevitch, J.E., eds. *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall. New York. 211-231.
- Moles AT, Westoby M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.
- Moles AT, Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Molinillo M, Lasanta T, García-Ruiz JM. 1997. Managing Mountainous Degraded Landscapes After Farmland Abandonment in the Central Spanish Pyrenees. *Environmental Management* 21: 587-598.
- Montané F, Rovira P, Casals P. 2007. Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian

- peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biochemical Cycles* 21: GB4016.
- Montané F, Romanyà J, Rovira P, Casals P. 2010. Aboveground litter quality changes may drive soil organic carbon increase after shrub encroachment into mountain grasslands. *Plant and Soil* 337: 151-165.
- Muñoz J, Palacios D, de Marcos J. 1995. The influence of the geomorphologic heritage on present slope dynamics. The Gredos Cirque, Spain. *Pirineos* 145-146: 35-63.
- Muñoz J, García-Romero A. 2004. Modificaciones climáticas y evolución de la cubierta vegetal en las áreas culminantes de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central Español) durante la segunda mitad del siglo XX: las altas cuencas del Ventisquero de la Condesa y de Valdemartín. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 30: 117-149.
- Nadelhoffer KJ, Raich JW. 1992. Fine Root Production Estimates and Belowground Carbon Allocation in Forest Ecosystems. *Ecology* 73: 1139-1147.
- Nagy L, Grabherr G. 2009. *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press, Oxford.
- Navarro T, El Oualidi J, Taleb M, Pascual V, Cabezudo B, Milla R. 2010. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas. *Plant Ecology* 210: 275-290.
- Nathan R, Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Neff JC, Asner GP. 2001. Dissolved Organic Carbon in Terrestrial Ecosystems: Synthesis and a Model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- Nemergut DR, Costello EK, Meyer AF, Pescador MY, Weintraub MN, Schmidt SK. 2005. Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities. *Research in Microbiology* 156: 775-784.
- Niinemets U, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F. 2007. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany* 100: 283-303.
- Niklińska M, Maryański M, Laskowski R. 1999. Effect of temperature on humus respiration rate and nitrogen mineralization: Implications for global climate change. *Biogeochemistry* 44: 239-257.
- Niklińska M, Klimek B. 2007. Effect of temperature on the respiration rate of forest soil organic layer along an elevation gradient in the Polish Carpathians. *Biology and Fertility of Soils* 43: 511-518.
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Errea MP, Martínez-Rica JP. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17: 420-428.
- Núñez CI, Aizen MA, Ezcurra C. 1999. Species Associations and Nurse Plant Effects in Patches of High-Andean Vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 357-364.
- Quézel P. 1957. *Peuplement Végétal des Hautes Montagnes de L'Afrique du Nord*. Editions Paul Lechevalier, Paris.
- Öhlinger R. 1995. Soil Respiration by Titration. In: Schiner E, Öhlinger R, Kandeler E and Margesin R, eds. *Methods in Soil Biology*. Springer, New York. 95-98.
- Olsen CS, Larsen HO. 2003. Alpine medical plant trade and Himalayan mountain livelihood strategies. *Geography Journal* 169: 243-254.
- Orchard VA, Cook FJ. 1983. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 447-453.
- Ostler WK, Hararper, KT, McKnight KB, Anderson DC. 1982. The effects of increasing snowpack on a

- subalpine meadow in the Uinta Mountains, Utah, USA. *Arctic and Alpine Research*, 14: 203–214.
- Ozenda P. 2002. *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Luasanne.
- Pakeman RJ, Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dole J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Kigel J, Kleyer M, Lep J, Meier T, Papadimitriou M, Papanastias VP, Queded H, Quérier F, Rusch G, Sternberg M, Theau JP, Thébault A, Vile D. 2008. Impact of abundance weighting on the response of seed traits to climate and land use. *Journal of Ecology* 96: 355–366.
- Palacios D, Andrés N, Luengo E. 2003. Distribution and effectiveness of nivation in Mediterranean mountains: Peñalara (Spain). *Geomorphology* 54: 157–178.
- Palacios D, de Marcos J, Vázquez-Selem L. 2011. Last Glacial Maximum and deglaciation of Sierra de Gredos, central Iberian Peninsula. *Quaternary International* 233:16–26.
- Parkhurst DF, and Loucks OL. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505–537.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37: 637–669.
- Parolo G, Rossi G. 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology* 9: 100–107.
- Pauli H, Gottfried M, Dirnböck T, Dullinger S, Grabherr G. 2003. Assessing the Long-Term Dynamics of Endemic Plants at Summit Habitats. In: Nagy L, Grabber G, Körner C Thompson DBA, eds. *Alpine Biodiversity in Europe*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 195–207.
- Pauli H, Gottfried M, Hohenwallner D, Reiter K, Casale R, Grabherr G. 2004. *The GLORIA field manual – Multi-Summit approach*. European Commission, Luxembourg
- Pauli H, Gottfried M, Reiter K, Klettner C, Grabherr G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147–156.
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Alonso JLB, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Calzado RF, Ghosn D, Holten JI, Kanka R, Kazakis G, Kollár J, Larsson P, Moiseev P, Moiseev D, Molau U, Mesa JM, Nagy L, Pelino G, Puscas M, Rossi G, Stanisci A, Syverhuset AO, Theurillat J-P, Tomaselli M, Unterluggauer P, Villar L, Vittoz P, Grabherr G. 2012. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336: 353–355.
- Pellissier L, Fournier B, Guisan A, Vittoz P. 2010. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecology* 211: 351–365.
- Perry JN. 1998. Measures of Spatial Pattern for Counts. *Ecology* 79: 1008–1017.
- Perry JN, Winder L, Holland JM, Alston RD. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecological Letters* 2: 106–113.
- Perry JN, Liebhold AM, Rosenberg MS, Dungan J, Miriti M, Jakomulska A, Citron-Pousty S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578–600.
- Pickering C, Hill W, Green K. 2008. Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Snowy Mountains, Australia. *Biodiversity and Conservation* 17: 1627–1644.
- Poorter H, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant*

- Physiology* 27: 1191-1191.
- Powlson DS, Whitmore AP, Goulding KWT. 2011. Soil carbon sequestration to mitigate climate change: a critical re-examination to identify the true and the false. *European Journal of Soil Science* 62: 42-55.
- Purvis OW, Coppins BJ, Hawksworth DL, James PW, Moore DM. 1992. *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, London.
- Qualls RG, Haines BL. 1992. Biodegradability of Dissolved Organic Matter in Forest Throughfall, Soil Solution, and Stream Water. *Soil Science Society of America Journal* 56: 578-586.
- R Development Core Team. 2009. *R: a language and environment for statistical computing*. <http://www.R-project.org>.
- Raghubanshi AS. 1991. Dynamics of soil biomass C, N, and P in a dry tropical forest in India. *Biology and Fertility of Soils* 12: 55-59.
- Ram J, Singh JS, Singh SP. 1989. Plant Biomass, Species Diversity and Net Primary Production in a Central Himalayan High Altitude Grassland. *Journal of Ecology* 77: 456-468.
- Rao CR. 1964. The Use and Interpretation of Principal Component Analysis in Applied Research. *Sankhya*: 26: 329-358.
- Raunkier C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon, London.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From Tropics to Tundra: Global Convergence in Plant Functioning. *PNAS* 94: 13730-13734.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999. Generality of Leaf Trait Relationships: A Test across Six Biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, Ourcival JM, Rambal S, Dore S, Valentini R. 2002. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16: 27-39.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, De Parri I, Jarvis PG, Valentini R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8: 851-866.
- Rivas-Martínez S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles* 21: 5-330.
- Rivas-Martínez S. 1983. Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa* 5: 33-43
- Rivas-Martínez S. 1987. *Mapa de las series de vegetación de España (escala 1:400.000)*. Madrid: ICONA.
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Sanchez-Mata D, Pizarro Jm. 1990. Vegetación de la Sierra de Guadarrama. *Itinera Geobotánica* 4:3-132
- Rodrigues ML, Pacheco CMA, Chaves MM. 1995. Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. *Journal of Experimental Botany* 46: 947-956.
- Ross DJ, Speir TW, Kettles HA, Mackay AD. 1995. Soil microbial biomass, C and N mineralization and enzyme activities in a hill pasture: Influence of season and slow-release P and S fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 1431-1443.
- Roura-Pascual N, Pons P, Etienne M, Lambert B. 2005. Transformation of a Rural Landscape in the Eastern Pyrenees Between 1953 and 2000. *Mountain Research and Development* 25: 252-261.
- Ruiz D, Moreno HA, Gutiérrez ME, Zapata PA. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of The Total Environment* 398: 122-132.

- Ryser P. 1996. The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology* 10: 717-723.
- Ryser P, Aeschlimann U. 1999. Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* 13: 473-482.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. 1770-1774.
- San Miguel A. 2001. *Pastos naturales españoles. Caracterización, aprovechamiento y posibilidades de mejora*. Fundación Conde del Valle Salazar. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Sánz-Elorza M, Dana ED, González A, Sobrino E. 2003. Changes in the High-Mountain Vegetation of the Central Iberian Peninsula as a Probable Sign of Global Warming. *Annals of Botany* 92: 273-280.
- Sardinero S. 2004. Flora y vegetación del macizo occidental de la Sierra de Gredos (Sistema Central, España). *Guineana* 10: 15-436.
- Schadt CW, Martin AP, Lipson DA, Schmidt SK. 2003. Seasonal Dynamics of Previously Unknown Fungal Lineages in Tundra Soils. *Science* 301: 1359-1361.
- Schimel DS. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 77-91.
- Schimel JP, Clein JS. 1996. Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1061-1066.
- Schimel JP, Gullledge JM, Clein-Curley JS, Lindstrom JE, Braddock JF. 1999. Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 831-838.
- Schimel J, Balser TC, Wallenstein M. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology* 88: 1386-1394.
- Schindlbacher A, de Gonzalo C, Díaz-Pinés E, Gorriá P, Matthews B, Inclán R, Zechmeister-Boltenstern S, Rubio A, Jandl R. 2010. Temperature sensitivity of forest soil organic matter decomposition along two elevation gradients. *Journal of Geophysical Research* 115, G03018:1-10
- Schlesinger WH, Andrews JA. 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48: 7-20.
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhard M, Ewert F, Glendining M, House JI, Kankaanpää S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabaté S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B. 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. 1333-1337.
- Seabloom EW, Bjornstad ON, Bolker BM, Reichman OJ. 2005. Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75: 199-214.
- Shimono Y, Kudo G. 2003. Intra specific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between Alpine fellfield and snowbed habitats. *Annals of Botany* 91: 21-29.
- Shipley B. 1999. Testing causal explanations in organismal biology: causation, correlation and structural

- equation modelling. *Oikos* 86: 374-382.
- Shipley B, Vile D, Garnier E, Wright IJ, Poorter H. 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* 19: 602-615.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535-541.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.
- Sjögersten S, Wookey PA. 2002. Climatic and resource quality controls on soil respiration across a forest-tundra ecotone in Swedish Lapland. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1633-1646.
- Smil V. 1991. Population Growth and Nitrogen: An Exploration of a Critical Existential Link. *Population and Development Review* 17: 569-601.
- Smith AJE. 1996. *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Smolander A, Kitunen V. 2002. Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 651-660.
- Sokal RR, Rohlf J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York.
- Sparling G, Ross D. 1988. Microbial contributions to the increased nitrogen mineralization after air-drying of soils. *Plant and Soil* 105: 163-167.
- Sparling GP, West AW. 1989. Importance of soil water content when estimating soil microbial C, N and P by the fumigation-extraction methods. *Soil Biology and Biochemistry* 21: 245-253.
- Sparling GP, Feltham CW, Reynolds J, West AW, Singleton P. 1990. Estimation of soil microbial C by a fumigation-extraction method: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the K_{ec} -factor. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 301-307.
- Spehn E, Körner C. 2005. A global assessment of mountain biodiversity and its function. In: Huber UM, Bugmann HKM and Reasoner MA, eds. *Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge*. Springer-Verlag, Berlin. 393-400.
- Spiegelberger T, Hegg O, Matthies D, Hedlund K, Schaffner U. 2006. Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland. *Ecology* 87: 1939-1944.
- Stanisci A, Pelino G, Blasi C. 2005. Vascular plant diversity and climate change in the alpine belt central Apennines (Italy). *Biodiversity and Conservation* 14: 1301-1318.
- Stanton NL. 1988. The Underground in Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 573-589.
- Stanton ML, Rejmanek M, Galen C. 1994. Changes in Vegetation and Soil Fertility along a Predictable Snowmelt Gradient in the Mosquito Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 26: 364-374.
- Strasburger E, Noll F, Schenck H, Schimper AFW. 1994. *Tratado de Botánica 8ª edición castellana*. Omega, Barcelona.
- Sveinbjörnsson B, Davis J, Abadie W, Butler A. 1995. Soil Carbon and Nitrogen Mineralization at Different Elevations in the Chugach Mountains of South-Central Alaska, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 27: 29-37.
- ter Braak CJR. 1988. CANOCO – A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Report LWA-88-02,

- Wageningen, NL.
- ter Braak CJF, Šmilauer P. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows*. Microcomputer Power, Ithaca.
- Tewksbury JJ, and Lloyd JD. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- Theurillat J-P, Guisan A. 2001. Impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* 50: 77-109.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102: 8245-8250.
- Tilman D. 1987. Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs* 57: 189-214.
- Tilman D, Kareiva P (eds). 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Trenberth KE, Jones PD, Ambenje P (2007) Observations: surface and atmospheric climate change. In: Solomon S, Qin D, Manning M (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters, SM, Webb DA (eds.). 1964-1980. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van de Griend AA, Camillo PJ, Gurney RJ. 1985. Discrimination of Soil Physical Parameters, Thermal Inertia, and Soil Moisture from Diurnal Surface Temperature Fluctuations. *Water Resources Research* 21: 997-1009.
- van den Wollonberg AL. 1977. Redundancy analysis. An alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika* 42: 207-219.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, Van Straalen NM. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- van Gestel M, Merckx R, Vlassak K. 1993. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: The fate of fast- and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 109-123.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 703-707.
- Vance ED, Chapin III FS. 2001. Substrate limitations to microbial activity in taiga forest floors. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 173-188.
- Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Björklöf K, Fritze H, Liski J. 2008. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1758-1764.
- van't Hoff J. 1898. *Lectures of Theoretical and Physical Chemistry. Part 1. Chemical Dynamics*. Edward Arnold, London.
- Väre H, Lampinen R, Humphries C, Williams P. 2003. Taxonomic diversity of vascular plants in the European alpine areas. In: Nagy L, G. Grabherr, C. Koerner & D.B.A. Thompson (eds.), ed. *Alpine Biodiversity in Europe: A Europe-wide Assessment of Biological Richness and Change*. Springer-Verlag, Berlin. 133-148.
- Verstraeten WW, Veroustraete F, van der Sande CJ, Grootaers I, Feyen J. 2006. Soil moisture retrieval

- using thermal inertia, determined with visible and thermal spaceborne data, validated for European forests. *Remote Sensing of Environment* 101: 299-314.
- Vitousek PM. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1862-1876.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737-750.
- Walker MD, Gould WA, Chapin III FS. 2001. Scenarios of biodiversity changes in arctic and alpine tundra. . In: Chapin III FS, Sala EO and Huber-Sannwald, eds. *Global Biodiversity in a Changing Environment*. Springer, Heildelberg, Berlin, New York. 83-100.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Walther GR, Beissner S, Burga CA. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- Wardle DA. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen level in soil. *Biological Reviews* 67: 321-358.
- Wardle P, Coleman MC. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- Wardle DA. 1998. Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: A global-scale synthesis. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1627-1637.
- Wardle DA. 2002. *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton University Press, Princeton.
- Wardle P, Coleman MC. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- Wardle DA, Parkinson D. 1990. Interactions between microclimatic variables and the soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils* 9: 273-280.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN Setälä H, van der Putten, WH, Wall, DH. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Watson NE, Galliher TL. 2001. Comparison of Dumas and Kjeldhal methods with automatic analyzers on agricultural samples under routine rapid analysis conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32: 2007-2019.
- Weiher E, Keddy P. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159-164.
- Weiher E, Werf Avd, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Welling P, Tolvanen A, Laine K. 2005. Plant traits: Their role in the regeneration of alpine plant communities in sub-arctic Finland. *Journal of Vegetation Science* 16: 183-190.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 125.
- Wikberg S, Mucina L. 2002. Spatial variation in vegetation and abiotic factors related to the occurrence of a ring-forming sedge. *Journal of Vegetation Science* 13: 677.

- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 1999. Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.
- Woodward FI, Diament AD. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5: 202-212.
- Wright IJ, Cannon K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Xue Y, Cracknell AP. 1995. Advanced Thermal Inertia Modelling. *International Journal of Remote Sensing* 16: 431-446.
- Yaalon DH. 1997. Soils in the Mediterranean region: what makes them different? *Catena* 28: 157-169.
- Yoshitake S, Uchida M, Koizumi H, Nakatsubo T. 2007. Carbon and nitrogen limitation of soil microbial respiration in a High Arctic successional glacier foreland near Ny-Alesund, Svalbard. *Polar Research* 26: 22-30
- Zak DR, Groffman PM, Pregitzer KS, Christensen S, Tiedje JM. 1990. The Vernal Dam: Plant-Microbe Competition for Nitrogen in Northern Hardwood Forests. *Ecology* 71: 651-656.
- Zhang Q, Zak JC. 1998. Effects of water and nitrogen amendment on soil microbial biomass and fine root production in a semi-arid environment in West Texas. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 39-45.



RESUMEN EN CASTELLANO

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central. Perspectivas frente al cambio global.

Resumen en lengua castellana de la Memoria presentada por **Alba Gutiérrez Girón**
para optar al título de Doctora por la Universidad Complutense de Madrid.

Directora de la tesis:

Dra. Rosario G. Gavilán García

Dpto. Biología Vegetal II
Facultad de Farmacia
Universidad Complutense de Madrid

La doctoranda

VºBº de la directora

Alba Gutiérrez Girón

Dra. Rosario G. Gavilán García

Madrid, septiembre 2012

RESUMEN EN CASTELLANO

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central. Perspectivas frente al cambio global.

Resumen general	1
1. Introducción	5
• Cambio global y sus efectos sobre la biosfera	5
• Ecosistemas de alta montaña frente al cambio global	6
• Los ecosistemas de la alta montaña mediterránea	9
• Estructura espacial y relaciones entre especies en comunidades vegetales de alta montaña	10
• Grupos funcionales de plantas y estrategias ecológicas	12
• Las comunidades microbianas del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña	14
• El Sistema Central como objeto de estudio	15
2. Objetivos	25
3. Conclusiones y perspectivas	29
• Conclusiones	29
• Perspectivas frente al cambio global	30
4. Referencias	34

Estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales de la alta montaña mediterránea en el Sistema Central. Perspectivas frente al cambio global.

Resumen general

Antecedentes: Diferentes predicciones sitúan a los ecosistemas de la alta montaña mediterránea como regiones muy vulnerables a los procesos de cambio global. A pesar de que la diversidad vegetal de estos ecosistemas ha sido reconocida y estudiada desde hace décadas, su estructura y funcionamiento han sido poco estudiados. En un contexto de cambio global, que amenaza la existencia de los ecosistemas de alta montaña, es necesario profundizar en su conocimiento y recabar información sobre sus respuestas a los procesos de cambio.

Objetivos: En esta memoria doctoral nos hemos propuesto como objetivo general el estudio de la ecología de las comunidades de pastos de la alta montaña del Sistema Central, en particular, el estudio de la estructura espacial, ecología funcional de las comunidades vegetales y el ciclo del carbono (C). Para ello evaluamos el peso de los principales factores ambientales que determinan la composición florística y funcional de estas comunidades. También caracterizamos la estructura espacial de estas comunidades y evaluamos la importancia de las interacciones entre especies. Por otro lado identificamos las principales estrategias funcionales de las especies que componen estas comunidades. Finalmente, evaluamos los efectos de la sequía estival en la comunidad microbiana del suelo y estudiamos las variaciones altitudinales y los efectos de la vegetación en la descomposición de la materia orgánica.

Resultados y conclusiones: La composición de las comunidades vegetales en las cumbres del Sistema Central está determinada por factores climáticos, edáficos y por la intensidad de la perturbación por pastoreo. La incidencia de estas variables ambientales es modulada por la topografía. Los factores ambientales analizados están significativamente relacionados con la composición florística y funcional de las comunidades vegetales. El estudio de la estructura espacial de las comunidades vegetales sugiere que la estructura espacial está relacionada, a la escala de estudio, con la heterogeneidad ambiental. Además la distribución espacial de las especies muestra que en estas comunidades es más frecuente que las especies se asocien positivamente que se excluyan espacialmente.

La relación entre los factores ambientales y la composición funcional de la comunidad vegetal muestra la existencia de dos estrategias ecológicas de las plantas en la adquisición de recursos. Un conjunto de especies con caracteres funcionales que optimizan la conservación de los recursos e indican una mayor longevidad de las estructuras y otro conjunto de especies con caracteres funcionales que indican una adquisición de los recursos más rápida y unas estructuras vegetativas menos longevas. Las primeras ocupan los lugares más fríos y con suelos menos desarrollados, las segundas ocupan aquellos lugares más cálidos, con suelos más desarrollados pero también más secos en verano. En los lugares más secos en verano las plantas con

frecuencia poseen semillas grandes y reproducción vegetativa, lo que se ha interpretado como una estrategia para asegurar el establecimiento y mantenimiento frente a la sequía. Esta combinación de caracteres según las diferentes condiciones ambientales sugiere que la adquisición de recursos está fundamentalmente limitada por las bajas temperaturas mientras que la sequía estival supone un factor limitante para el establecimiento y mantenimiento de algunas especies.

En relación con el ciclo del C en estos ecosistemas el estudio de las variaciones temporales de la comunidad microbiana y su relación con la comunidad vegetal indican que el periodo de sequía determina un funcionamiento de estos ecosistemas diferente al descrito en regiones de alta montaña templada. La microbiota del suelo es resistente a la sequía estival y mantiene valores altos y relativamente constantes durante el verano. Interpretamos que la resistencia a la sequía de la comunidad microbiana puede ser un factor relevante en la conservación del C del suelo durante el verano. Finalmente observamos que la materia orgánica del suelo y las tasas de respiración microbiana disminuyen progresivamente con la altitud, mientras que la sensibilidad al incremento de la temperatura de la actividad microbiana aumenta con la altitud. Por otro lado las diferencias observadas entre comunidades de pastos y comunidades arbustivas indican que la matorralización de las comunidades de *Festuca curvifolia* podría incrementar el contenido de varias formas de C orgánico en el suelo. La acumulación de C orgánico en el suelo bajo el piornal es coherente con una menor tasa de respiración microbiana, que podría deberse a una mayor limitación de la fuente de C para la actividad microbiana. Este último apoya la hipótesis de que la biomasa aportada por los piornos al suelo podría ser más recalcitrante que la de los pastos de *Festuca curvifolia*.

1. Introducción

Introducción

Cambio global y sus efectos sobre la biosfera

Los procesos implicados en el cambio global son múltiples e interactivos. Tres son los factores determinantes del cambio global: incremento del CO₂ atmosférico, incremento en la fijación y deposición del nitrógeno (N) y cambio en el uso del suelo (Vitousek 1994). Una de las manifestaciones más evidentes del cambio global son las alteraciones climáticas como consecuencia del aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero desde la era preindustrial. Durante los últimos 100 años (desde 1906 a 2005) la tendencia de calentamiento de la superficie terrestre ha sido de 0,74 °C (IPCC 2007). Las tendencias de precipitación también han variado en los últimos 100 años, en particular las precipitaciones han disminuido en la región mediterránea, el Sahel, Sur de África y Sur de Asia, mientras que en otras regiones han aumentado (IPCC 2007). A los procesos de cambio climático hay que sumarle la alteración de ciclo de N y el cambio en el uso del suelo. Los cambios en el ciclo del N son tan drásticos que actualmente se fija más N por la actividad humana que mediante procesos naturales (Smil 1991; Vitousek et al. 1997). Por otro lado el cambio en el uso del suelo, es de los tres procesos el más heterogéneo en intensidad y naturaleza (Vitousek 1994). Se estima que la mitad de la superficie terrestre libre de hielo ha sido transformada por la actividad humana (Kates et al. 1990), que controla aproximadamente un tercio de la producción neta primaria terrestre (Chapin et al. 2000).

En términos generales los cambios climáticos afectan a la distribución y abundancia de las especies, al reciclado de nutrientes y la productividad de los ecosistemas. La alteración en la fijación y deposición de N tiene consecuencias en la productividad neta de los ecosistemas, y por tanto en la fijación de CO₂ (Vitousek et al. 1997; Gruber y Galloway 2008), pero también en la composición, estructura y riqueza de las biocenosis (Tilman 1987; Huenneke et al. 1990; Lilleskov et al. 2002). Los cambios en el uso del suelo determinan cambios rápidos en el funcionamiento y composición de los ecosistemas, contribuyen al cambio en los ciclos biogeoquímicos del carbono (C) y del N, y tienen también efectos locales y regionales sobre el clima (Vitousek et al. 1994).

A pesar de que a lo largo de la historia de la Tierra la condiciones climáticas y los ciclos biogeoquímicos han experimentado importantes variaciones, los procesos de cambio global que se produce actualmente como consecuencia de la actividad humana, suceden a una velocidad anormalmente grande (Gitay et al. 2001). Estos procesos de cambio global amenazan gravemente la biodiversidad en gran parte del planeta (Chapin et al. 2000; Sala et al. 2000) y las evidencias sobre cambios actuales en la biosfera son numerosas (Hughes 2000; IPCC 2007). Entre las respuesta al cambio global de los organismos se han detectado alteraciones en la

fenología de las especies, desajustes de las interacciones entre especies, desplazamientos altitudinales y latitudinales en sus área de distribución o incluso extinciones locales (Hughes 2000; Walther et al. 2002; Parmesan 2006). Sin embargo existe una gran incertidumbre sobre los impactos potenciales de estos cambios en los ecosistemas, puesto que la respuestas en la biosfera son sinérgicas (Chapin et al. 2000; Brook et al. 2008), lo que pueden determinar cambios en cascada en la biodiversidad, que alteren drásticamente la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Por otro lado no todas las especies ni los ecosistemas que constituyen son igualmente sensibles al cambio lo que condiciona los potenciales efectos del cambio global y determina la capacidad de respuesta a estos cambios.

Ecosistemas de alta montaña frente al cambio global

Se consideran ecosistemas de alta montaña o alpinos a aquellos que se desarrollan por encima del límite de árbol, es decir, por encima de una determinada altitud en la que las condiciones climáticas impiden el desarrollo de especies arbóreas. En estas áreas la vida vegetal está fuertemente constreñida o limitada por factores ambientales físicos (Körner y Larcher 1988). Uno de los factores ambientales físicos más importantes para la vida vegetal en estos ambientes son las bajas temperaturas. El frío además de producir daños por deshidratación o por congelación del agua en los tejidos de las plantas limita la energía disponible para el desarrollo y reproducción de las mismas. En latitudes extra-tropicales las bajas temperaturas también determinan que durante gran parte del año las precipitaciones sean en forma de nieve. La presencia de una capa de nieve más o menos prolongada en estos ambientes tiene diversas consecuencias para los organismos que allí habitan. La duración de la cobertura de nieve condiciona la duración del periodo vegetativo, la disponibilidad de agua en los meses de verano, el aislamiento de las bajas temperaturas del aire durante los periodos más fríos y también regula los ciclos biogeoquímicos (Billings y Bliss 1959; Kudo e Ito 1992; Brooks y Williams 1999; Löffler 2005; Björk et al. 2007; Edwards et al. 2007). Otros factores ambientales físicos que frecuentemente condicionan la vida vegetal en los ambientes de alta montaña son los fuertes vientos que desecan y dañan mecánicamente los órganos aéreos de las plantas y finalmente una intensa radiación lumínica que puede producir estrés térmico o daños por radiaciones ultravioletas en las plantas (Körner 2003). Estas condiciones ambientales determinan que muchas de las especies que allí habitan hayan desarrollado mecanismos particulares de especialización para sobrellevar estas condiciones ambientales. Este conjunto de especies son conocidas como especies alpinas u orófitos (especies vegetales de altitud) y representan un singular conjunto de seres vivos (Körner 2003). Igualmente las particularidades ambientales de estos ecosistemas determinan una organización de las comunidades vegetales y un funcionamiento de los ecosistemas particulares.

Bajo estas condiciones aparentemente adversas para la vida resulta llamativo que se mantengan algunos de los centros de biodiversidad más importantes del planeta (Väre et al. 2003; Spehn y Körner 2005) y que en algunas regiones como las templadas constituyan los principales centros de endemidad y riqueza de especies (Ozenda 2002). La biodiversidad en los ecosistemas de alta montaña está relacionada con la compresión de los gradientes climáticos, la diversidad de biotopos que existen en estas áreas (Figura 1.1) y también con el aislamiento geográfico y ambiental de estas regiones. (Körner 2003; Nagy y Grabherr 2009). Además son regiones que han sufrido transformaciones antrópicas menos intensas que las que han sucedido en otras áreas más accesibles y con climas menos rigurosos.

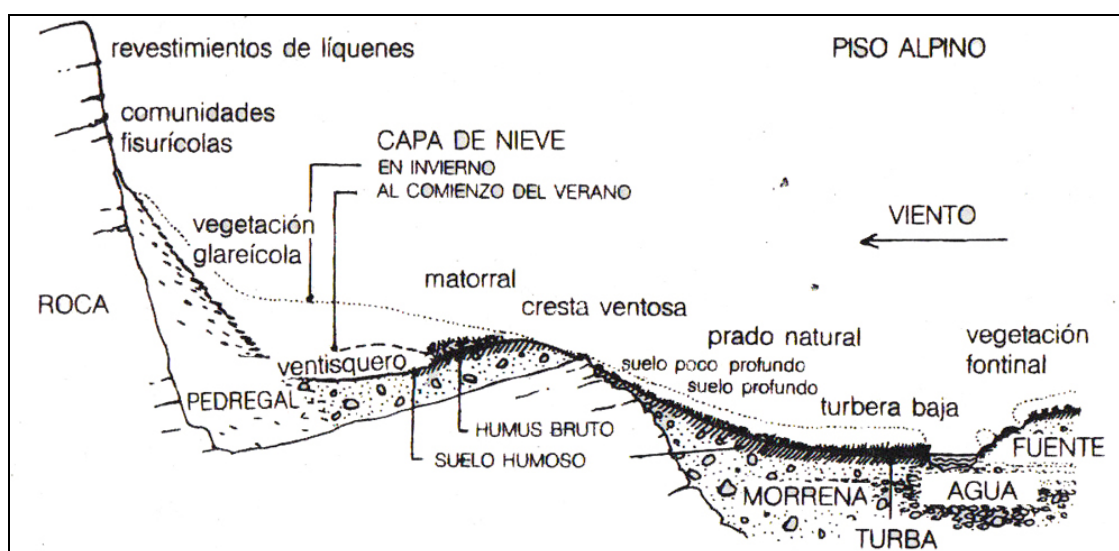


Figura 1.1. En los ecosistemas de alta montaña la topografía modula la incidencia de factores ambientales como la duración y espesor de la cobertura nival, exposición a vientos, insolación o desarrollo edáfico (Fisk et al. 1998; Brunn et al. 2006). La combinación de estos factores ambientales determina una gran diversidad de biotopos. Fuente Strasburger et al. (1994).

Las regiones de montaña proporcionan importantes servicios ambientales a la población humana. Aunque un 10 % de la población mundial habita en áreas de montaña se estima que hasta un 40% de la población mundial se beneficia de recursos generados en estas regiones (Körner 2003). Las comunidades vegetales de alta montaña contribuyen a la estabilidad de las laderas que determina la cantidad y calidad del agua disponible para importantes núcleos de población (Körner 2003). También proporciona una fuente de alimento importante para el ganado (Gil-Montero et al. 2009), especialmente relevante en aquellas regiones de clima mediterráneo y semiárido donde en los meses más secos escasean los pastos en las zonas de menor altitud (Halstead 1987; Browman 1990; Collantes 2009). La diversa flora de estos ecosistemas constituyen para países tan poblados como India o China una fuente importante de productos terapéuticos (Olsen y Larsen 2003). Por último en sociedades fuertemente industrializadas es cada vez más intenso el uso recreativo de estas áreas.

La vulnerabilidad de estos ecosistemas frente al cambio global es especialmente grande (Theurillat y Guisan 2001; Beniston 2003; Nogués-Bravo et al. 2007). Es esperable que el aumento de las temperaturas determine importantes cambios en estos ecosistemas puesto que desde su composición hasta su funcionamiento están fuertemente determinados por las condiciones térmicas. Un aumento de las temperaturas puede suponer una sustitución de aquellas especies especializadas en vivir en sitios fríos o largamente nevados por otras más competitivas nativas de ambientes algo más cálidos y con periodos de crecimiento más largo (Huntley 1991). La migración a áreas más frías de las especies alpinas está restringida por el lento crecimiento de muchas de ellas y también porque la migración altitudinal está limitada espacialmente a las cumbres más altas, por encima de las cuales no hay posibilidad de ascender en altitud. El calentamiento también puede alterar profundamente los ciclos biogeoquímicos de estos ecosistemas y, por tanto, su funcionamiento, además de retroalimentar positivamente las emisiones de CO₂ y los cambios en el ciclo del N. Por otro lado en el proceso actual de cambio global en el que la demanda de recursos y servicios ambientales es cada vez más intensa es probable que los ecosistemas de alta montaña sean afectados por cambios en el uso de estas áreas (Walker et al. 2001). Por último es importante mencionar que se espera que los cambios de uso en estos ecosistemas tengan consecuencias prolongadas en el tiempo debido a su escasa resiliencia (Spiegelberger et al. 2006).

Los cambios que se han observado hasta el momento en ecosistemas de alta montaña en relación con cambio climático incluyen cambios hidrológicos como la reducción de la extensión de los glaciares o la disminución de otros tipos de masas de agua (IPCC2007; Ruiz et al. 2008) y cambios en la distribución de las especies, tales como variaciones en sus rangos altitudinales (Pauli et al. 2007), aumento de la riqueza en comunidades vegetales (Klanderud y Birks 2003; Walther et al. 2005; Parolo y Rossi 2008), un incremento de la de la riqueza de especies termófilas (Gottfried et al. 2012) y desaparición local de especies orófilas (Pauli et al. 2012). También se ha detectado el avance altitudinal del límite de árbol en montañas de varios continentes (e.g. en Nueva Zelanda (Wardle y Coleman 1992), en la Cordillera Escandinava (Kullman 2003) o en los Andes (Feely et al. 2011). Sin embargo esta última tendencia podría estar, en algunos casos, también relacionada con la disminución de la presión ganadera y forestal (Nagy y Grabherr 2009). En particular en montañas de Europa los cambios en el uso del suelo ha supuesto una concentración de ganado en áreas pequeñas y el abandono de grandes extensiones de pastos en las últimas décadas (Loison et al. 2003).

La vulnerabilidad de los ecosistemas de alta montaña a los procesos de cambio global y, el hecho de que se distribuyan en todos los continentes y a latitudes muy diferentes, hacen que sean un interesante objeto de estudio para el seguimiento de efectos del cambio global sobre los ecosistemas. En la actualidad varias iniciativas científicas internacionales trabajan desde esta perspectiva, una de ellas es el proyecto Global Observation Research Initiative of Alpine

Environments (GLORIA) (Figura 1.2). Parte de los datos utilizados y discutidos en esta memoria de tesis son producto de la participación en el proyecto GLORIA, con cuyo protocolo (Pauli et al. 2004), establecimos un área de seguimiento permanente de la vegetación en el Sistema Central. Estas iniciativas permiten profundizar en el conocimiento ecológico de las áreas participantes y estudiar cambios en la biodiversidad a escala global (e.g. Pauli et al. 2012).

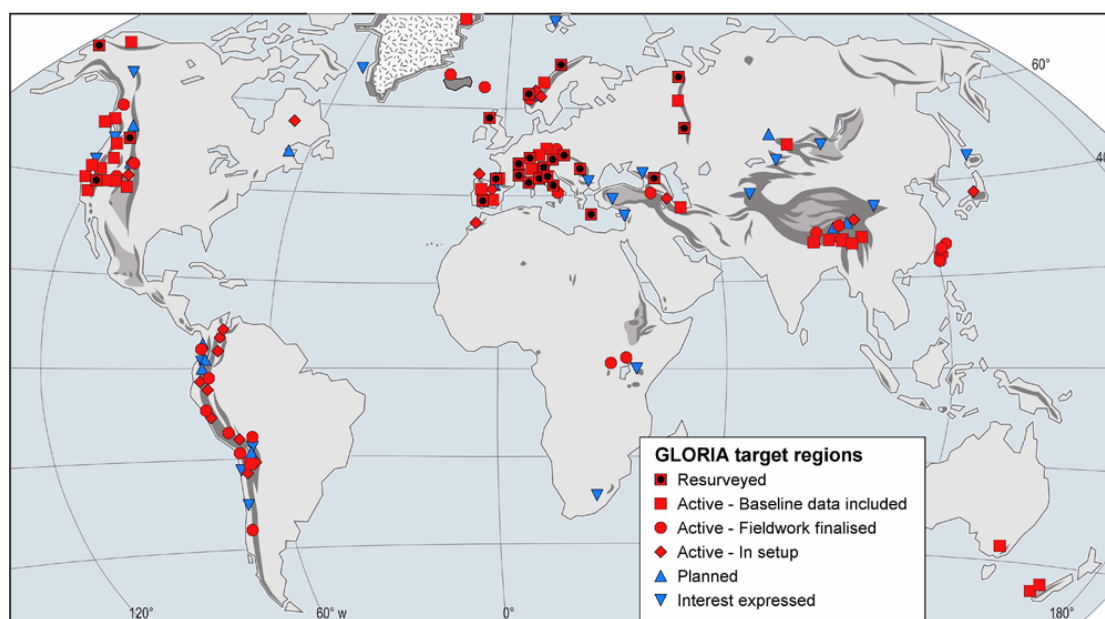


Figura 1.2. Áreas de seguimiento de la vegetación de alta montaña incluidas dentro del proyecto GLORIA. En www.gloria.ac.at

Los ecosistemas de alta montaña mediterránea: particularidades

Diferentes predicciones de cambio global, realizadas en los últimos años, sitúan a los ecosistemas de alta montaña mediterránea como regiones muy vulnerables a los procesos de cambio (Schröter et al. 2005; Nogués-Bravo et al. 2007; Engler et al. 2011). Esto se debe a que en la región Mediterránea se prevén un incremento de las temperaturas, de entre 3° y 3,5° C (IPCC 2007), al que habría que añadir un descenso de las precipitaciones (Mariotti et al. 2008), principalmente durante la primavera (del Río et al. 2011). En regiones templadas de alta montaña la duración del periodo vegetativo está determinada por la temperatura. Sin embargo en montañas mediterráneas, el agua es un factor limitante adicional y su escasez puede acortar la duración del periodo vegetativo en estos ecosistemas. En consonancia con esta limitación impuesta por la disponibilidad de agua se ha observado que la sequía estival condiciona el éxito reproductivo y la supervivencia de las plántulas de algunas especies de alta montaña mediterránea (Giménez-Benavides et al. 2007; García-Camacho y Escudero 2008). La reciente disminución de especies en cimas de montañas europeas mediterráneas observado por Pauli et

al. (2012) en un periodo de tiempo alarmantemente corto (entre 2001 y 2008), confirma la sensibilidad al cambio de los ecosistemas de alta montaña mediterránea.

En este contexto de cambio global que amenaza los ecosistemas de alta montaña mediterránea es necesario profundizar en el conocimiento sobre las respuestas de las especies frente al cambio global. Conscientes de esta necesidad en los últimos años varios trabajos han abordado la dinámica, estructura y diversidad funcional (Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004; Navarro et al. 2010) en comunidades vegetales de alta montaña mediterránea y han estudiado las estrategias reproductivas de algunas de la especies que habitan en estos ambientes (Giménez Benavides 2006; García Camacho 2009). Sin embargo la importancia de los factores ambientales en la estructura de las comunidades y su relación con el funcionamiento de estos ecosistemas han sido poco estudiadas. En particular a pesar de la singularidad de los hábitats de alta montaña mediterránea, las estrategias funcionales de las especies de estas comunidades y su relación con la variabilidad ambiental son poco conocidas. Igualmente se desconoce por completo el funcionamiento de estos ecosistemas en relación con los ciclos biogeoquímicos y la relevancia de la sequía estival y la composición de las comunidades vegetales en estos procesos.

Estructura espacial y relaciones entre especies en comunidades vegetales de alta montaña

La distribución espacial de los organismos, de los factores abióticos y de las interacciones ecológicas entre organismos tiene un papel fundamental en el mantenimiento de la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas (Tilman y Kareiva 1997). Por otro lado puesto que los procesos ecológicos ocurren en dimensiones espaciales definidas, el estudio de la estructura espacial es importante para entender dichos procesos. Si bien del estudio de la estructura espacial de una comunidad vegetal no podemos conocer qué procesos la determinan, sí que puede proporcionar información relevante acerca de la importancia de algunos factores abióticos y bióticos en su conformación.

En ambientes alpinos la vegetación frecuentemente se dispone formando pequeños parches de vegetación densa rodeados de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (Figura 1.3). Esta organización de la vegetación también es común en otros ecosistemas fuertemente limitados por factores abióticos como aquellos de regiones áridas y semi-áridas (Aguiar y Sala 1999). Las distribuciones parcheadas determinan una distribución heterogénea de los recursos (Aguiar y Sala 1999; Wikberg y Mucina 2002; Escudero et al. 2004) y pueden ser el resultado de varios factores como interacciones entre especies (Aguiar y Sala 1994; Kikvidze et al. 2005), distribución en mosaicos de microhábitats (Bell 2005) o procesos de dispersión y colonización de las plantas (Aguiar y Sala 1994; Seabloom et al. 2005).

La hipótesis de gradiente de estrés (stress-gradient hipótesis, SGH) formulada por Bertness y Callaway (1994) (ver Maestre et al. 2009 para matizaciones posteriores) propone que las relaciones de facilitación y competencia entre especies varían inversamente a lo largo de gradientes de estrés ambiental, siendo las relaciones de facilitación más frecuentes en situaciones de mayor estrés ambiental. En ecosistemas de alta montaña en concordancia con esta hipótesis se ha observado que las asociaciones positivas entre especies y los fenómenos de facilitación son relevantes en la estructura, el funcionamiento y dinámica en algunas comunidades vegetales de alta montaña (Choler et al. 2001; Kikvidze et al. 2005; Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004). Hay especies que por su morfología y estrategia vital son más susceptibles de ser plantas facilitadoras o nodrizas para otras especies vegetales. En particular aquellas que mejoran las condiciones ambientales en sus cercanías o reducen la incidencia de ciertas perturbaciones como, por ejemplo, la herbivoría. En ambientes alpinos frecuentemente las plantas almohadilladas o en cojín actúan como especies nodrizas o facilitadoras (Badano et al. 2002; Cavieres et al. 2002; Arroyo et al. 2003; Cavieres et al. 2006) (Figura 1.4). Sin embargo especies con otros biotipos también participan frecuentemente en asociaciones positivas (Kikvidze et al. 2005; Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004).



Figura 1.3. Imágenes de pastos de *Festuca curvifolia* con *Minuartia recurva* formando pequeños parches de vegetación en la Sierra de Guadarrama por encima de 2.200 m de altitud.

Una de las incertidumbres sobre posibles impactos de la pérdida de biodiversidad como consecuencia del cambio global está vinculada a los efectos de la alteración de las interacciones entre plantas (Klanderud 2005; Brooker 2006). Las interacciones entre especies pueden verse fuertemente modificadas en función de qué especies desaparezcan. Por otro lado, puesto que la relevancia de un tipo de interacciones u otro varía a lo largo de gradientes ambientales, el balance final de las interacciones entre especies puede ser alterado en tanto los factores ambientales sean modificados, como por ejemplo si se acentúa el estrés hídrico (Cavieres et al.

2006), con aumento de las perturbaciones por herbivoría (Callaway et al. 2005) o una mayor disponibilidad de nutrientes (Klanderud 2005). Por último en los extremos del gradiente de estrés la relación entre especies puede ser negativa cuando se igualan sus capacidades de competencia o tolerancia a un factor limitante determinado (Maestre et al. 2009), por lo que episodios extremos en la variación de factores ambientales, como una sequía prolongada o una ola de calor, pueden alterar fuertemente los fenómenos de facilitación.



Figura 1.4. Pulvánulo de *Minuartia recurva* con individuos de *Hieracium vahlii*, *Jurinea humilis* y *Festuca curvifolia* creciendo sobre éste. Sierra de Guadarrama, 2.300 m de altitud.

Grupos funcionales de plantas y estrategias ecológicas

En las comunidades vegetales podemos reconocer diferentes grupos de plantas, no necesariamente emparentadas filogenéticamente, que muestran una morfología, fenología, tipo de reproducción, etc., similares. Algunos de estos caracteres, son relevantes en la adquisición de recursos, en la reproducción o en la respuesta a perturbaciones y se conocen como caracteres funcionales. Entendemos por grupo funcional, a aquel conjunto de plantas que poseen caracteres funcionales similares y que responde de forma semejante frente a uno o varios factores ambientales, es decir que tienen la misma estrategia funcional o ecológica (Lavorel et al. 2007). La identificación de grupos funcionales o conjuntos de plantas con estrategias ecológicas similares y su relación con la variabilidad ambiental nos permite indagar en el funcionamiento de las especies de un ecosistema, identificar aquellas especies más vulnerables a procesos de cambio global e incluso predecir futuras variaciones en el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel y Garnier 2002).

Por otro lado, la identificación de grupos funcionales de plantas no es algo novedoso en ecología. A lo largo de la historia, desde la antigüedad, por ejemplo con la clasificación de Teofrasto, hasta nuestros días con clasificaciones funcionales ampliamente utilizadas como la de Raunkier (1934) o Grime (1979), han existido numerosas propuestas de clasificación de las plantas de acuerdo a su funcionamiento frente a uno o varios factores ambientales. En las últimas décadas, ante la necesidad de predecir respuestas en la biosfera frente al cambio global, se ha trabajado considerablemente en la propuesta de un conjunto de caracteres funcionales que sean informativos y comparables a escala global. Cornelissen et al. (2003) elaboraron una completa propuesta de caracteres funcionales, sus protocolos de medida y su relevancia funcional. A continuación resumiremos el significado de algunos de los caracteres funcionales más empleados.

Puesto que las hojas son el principal órgano de asimilación de las plantas, varios de los caracteres funcionales frecuentemente utilizados son caracteres foliares, como el contenido foliar de N, el área foliar específica -o su inverso, masa foliar específica -, vida media de la hoja y tamaño de la hoja. La masa foliar específica (LMA acrónimo anglosajón) está relacionada positivamente con la vida media de las hojas y con la resistencia mecánica de las hojas (Wright y Cannon 2001; Lusk et al. 2010). La relaciones entre LMA o el área foliar específica (SLA acrónimo anglosajón) y vida media de las hojas permite ajustar los costes de construcción y las tasas de asimilación de las hojas (Westoby et al. 2002; Shipley et al. 2006). Los parámetros SLA y contenido foliar de N son buenos predictores de la capacidad fotosintética de las hojas (Shipley et al. 2005). Valores altos de SLA optimizan la superficie fotoasimilable con respecto a la masa invertida. Mientras que valores altos de N foliar son indicativos de mayor contenido enzimático dedicado a la fotoasimilación. Los parámetros SLA y contenido foliar de N también están relacionados con la palatabilidad de las hojas para los herbívoros (Cornelissen 1999; Al Haj Khaled et al. 2006). Las hojas con valores altos de SLA y de N foliar suelen tener menor contenido en fibras y mayor contenido en proteínas y por tanto suelen ser preferidas por los herbívoros. Por otro lado el tamaño de la hoja afecta a la economía hídrica de las plantas, a las condiciones térmicas de las hojas (Parkhurst y Loucks 1972; Gates, 1980) y condiciona también la vulnerabilidad de las hojas a los daños mecánicos (Dolph y Dilcher 1980). Las hojas pequeñas sufren menos pérdidas de agua, se calientan menos y son menos vulnerables a los daños mecánicos; además, son menos costosas de producir (Niinemets et al. 2007) y se construyen más rápidamente (Moles y Westoby 2000). En general en aquellos ecosistemas poco productivos donde uno o más factores ambientales limitan la adquisición de recursos, las plantas con frecuencia poseen caracteres funcionales relacionados con una tasa lenta de asimilación de los recursos y longevidad de sus estructuras; mientras que en lugares favorables para el crecimiento la estrategia de las plantas es frecuentemente la contraria (Reich et al. 1999; Wilson 1999; Westoby et al. 2002).

Las plantas, además de garantizar durante su desarrollo una adquisición suficiente de recursos, han de asegurar su establecimiento y mantenimiento a lo largo del tiempo mediante la reproducción. Uno de los caracteres relacionados con la dispersión y el éxito en el establecimiento de las plantas es el tamaño de la semilla (Westoby 1998; Westoby et al. 2002). Las plantas con semillas pequeñas suelen producir mayor número de semillas (Westoby et al. 2002), pero como contrapartida las semillas pequeñas suelen producir plántulas de menor tamaño cuya supervivencia con frecuencia es menor (Moles y Westoby 2004). El tamaño de la semilla también se relaciona con su distancia de dispersión (Welling et al. 2005) o con la permanencia en el banco de semillas (Chambers et al. 1991). Por otro lado la reproducción vegetativa garantiza el establecimiento y mantenimiento de los individuos bajo condiciones que limitan la reproducción sexual.

Los caracteres de las plantas relacionados con respuestas a las perturbaciones son muy diversos debido a la naturaleza variada de las perturbaciones. Caracteres como tipo de reproducción sexual, el tamaño de la semilla, tamaño o dispersión lateral de la planta suelen estar relacionados con respuestas frente a las perturbaciones (Díaz et al. 2007).

Las comunidades microbianas del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña

Con frecuencia en los ecosistemas terrestres los procesos que suceden en la superficie y los que suceden en el suelo han sido estudiados por separado. Sin embargo, ambos componentes de los ecosistemas son interdependientes y sus relaciones determinan el funcionamiento y propiedades de los ecosistemas (Wardle et al. 2004). Las plantas producen el C orgánico necesario para los microorganismos del suelo (hongos y bacterias fundamentalmente). Mientras que los microorganismos alteran y mineralizan la materia orgánica vegetal e indirectamente afectan a la productividad y composición de las comunidades vegetales al condicionar la tasa de renovación de nutrientes en el suelo. En un contexto de cambio global el papel de la microbiota del suelo en el reciclado de la materia orgánica es trascendental. Los suelos constituyen uno de los principales reservorios de C del planeta. Se estima que el C orgánico del suelo representa aproximadamente el doble del C que se acumula en la atmósfera y en la vegetación terrestre (Schimel 1995). Un incremento de las temperaturas o cambios en la composición de las comunidades vegetales puede tener efectos en la actividad microbiana y, por tanto en la mineralización de la materia orgánica del suelo y retroalimentar positivamente el incremento de las concentraciones de CO₂ atmosférico (Davidson y Janssens 2006).

En contra de lo que podríamos esperar en ambientes aparentemente hostiles para la vida, como son los ecosistemas de alta montaña, las comunidades microbianas en los suelos de ecosistemas alpinos son muy abundantes y muestra una llamativa diversidad genética y

funcional (Lipson et al. 2002; Nemergut et al. 2005; Lipson 2007). Debido a las condiciones tan cambiantes que se dan en los ecosistemas de alta montaña de una estación a otra las comunidades microbianas en estos suelos muestran variaciones importantes en su abundancia, composición y funcionamiento en periodos de tiempo muy cortos (Wardle 1998). Durante el invierno y comienzo de la primavera los cambios en las comunidades microbianas están relacionados con la existencia de una capa de nieve, con ciclos de helada y deshielo del suelo, con la disponibilidad de fuentes de C y N. Durante el verano los cambios en la comunidad microbiana se han relacionado con procesos de interacción con las plantas, en particular con procesos de partición y competencia por los nutrientes y cambios en la disponibilidad de fuentes de C mediado por las plantas a través de exudados radiculares o calidad de la hojarasca (Bardgett et al. 2005). No obstante, en ecosistemas mediterráneos la humedad de suelo disminuye drásticamente durante el verano y es de esperar que la disponibilidad de agua en el suelo determine una dinámica de las comunidades microbianas diferente durante este periodo. Se ha comprobado que la disponibilidad de agua determina fuertemente la actividad de la microbiota edáfica en ecosistemas mediterráneos (Reichstein et al. 2002; Rey et al. 2002); sin embargo, se desconoce si los periodos de sequía afectan a la abundancia de las comunidades microbianas y cómo modula la falta de agua el reciclado de la materia orgánica en suelos de alta montaña mediterránea. Igualmente, se desconoce cómo afecta la temperatura y la composición de la comunidad vegetal a la descomposición de la materia orgánica del suelo en la alta montaña mediterránea.

El Sistema Central como objeto de estudio

El área de estudio de esta memoria doctoral incluye localidades situadas en la Sierra de Gredos y en la Sierra de Guadarrama. Estas áreas montañosas conforman junto con Serra d'Estrella, Sierra de Béjar y Sierra de Ayllón, el Sistema Central, cordillera que se dispone en dirección SW-NE y que separa las dos submesetas de la Península Ibérica. Las cimas más altas en estas sierras son el Pico Almanzor (2.592 m de altitud) en la Sierra de Gredos y el pico Peñalara (2.492 m de altitud) en la Sierra de Guadarrama. Las localidades muestreadas se incluyen en tres áreas protegidas: el Parque Natural de Peñalara y el Parque Natural de la Cuenca Alta del Manzanares, en la Sierra de Guadarrama; y el Parque Regional de la Sierra de Gredos en Ávila.

Relieve

Las sierras de Gredos y Guadarrama están constituidas por bloques tectónicos paleozoicos originados durante la orogenia Hercínica (350-250 m.a.), que fueron posteriormente afectados por la orogenia Alpina (40-10 m.a.) en el Terciario (Mayo 2002). Durante el Pleistoceno (2 m.a. -10.000 años), bajo periodos climáticos más fríos, en las zonas más elevadas de ambas sierras, los procesos geomorfológicos de glaciario y periglaciario, generaron relieves escarpados, valles y circos glaciares en el macizo central de la Sierra de Gredos y el en Macizo de Peñalara en la Sierra de Guadarrama (Dorado 2002) (Figuras 1.5 y 1.6). En las áreas periféricas, sin embargo, se conservaron relieves suaves con cuerdas llanas y relativamente anchas remanentes de la superficie de erosión pre-Alpina (Dorado 2002) (Figura 1.7). Gneis y granitos constituyen la litología dominante en estas dos sierras.

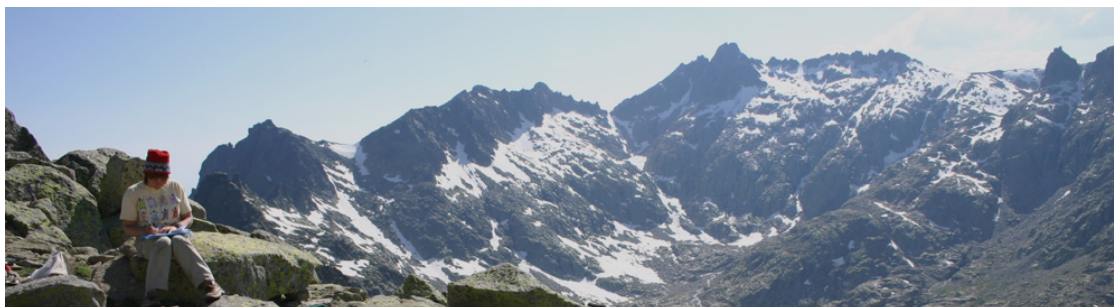


Figura 1.5. Imagen del relieve accidentado del Circo de la Laguna Grande de Gredos.



Figura 1.6. Vista de la ladera noreste de los Altos del Morezón (2.380 m de altitud) desde el Prado de las Pozas en la Sierra de Gredos en la que se aprecia el modelado glaciar de la ladera.



Figura 1.7. Imagen de Cuerda Larga desde Cabeza Mayor en la Sierra de Guadarrama; ejemplo de cuerda de suave relieve en el Sistema Central.

Clima

Existen pocas estaciones meteorológicas en el Sistema Central y la mayoría están situadas en localidades de menor altitud, por lo que el conocimiento del clima de las localidades de estudio es limitado. En la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada (Sierra de Guadarrama), situada a 1.890 m de altitud la temperatura media anual es de 6 °C. La precipitación anual es de 1.350 mm con un periodo de escasas precipitaciones entre los meses de mayo a octubre en los que las precipitaciones no superan el 10 % del total anual (Figura 1.8). En la Sierra de Guadarrama durante los meses de verano a 2.150 m de altitud la humedad del suelo alcanza valores por debajo de 5 % y 10 % (contenido de agua en peso g g^{-1}) durante los meses de agosto y septiembre, respectivamente. En la Sierra de Gredos la temperatura media anual estimada es 3,5 °C a 2.000 m de altitud y la precipitación total anual estimada es de 2.000 mm a 2.000 m de altitud (Palacios et al. 2003). Existe un gradiente de humedad y continentalidad entre ambas sierras que determina precipitaciones más abundantes en la Sierra de Gredos. Por encima de los 2.100 m de altitud la cobertura de nieve puede permanecer menos de 40 días en las situaciones más expuestas a más de 220 días en aquellos lugares más resguardados de los vientos (Muñoz et al. 1995; Palacios et al. 2003). Las diferencias entre años del espesor y duración de la cobertura de nieve son importantes, debido a la variabilidad interanual de las precipitaciones en la región Mediterránea.

Diferentes trabajos realizados en el sistema Central muestran tendencias de cambio en los parámetros climáticos en las últimas décadas. En la Sierra de Gredos el análisis de depósitos de quironómidos en lagunas de alta montaña indica un incremento de las temperatura durante el siglo XX (Granados y Toro, 2000). En la Sierra de Guadarrama el análisis de datos climáticos entre 1956 y 2001 muestra una tendencia de aumento de las temperaturas, especialmente llamativo para la temperatura media del invierno y una reducción en la duración de la cobertura de nieve (Muñoz y García-Romero, 2004).

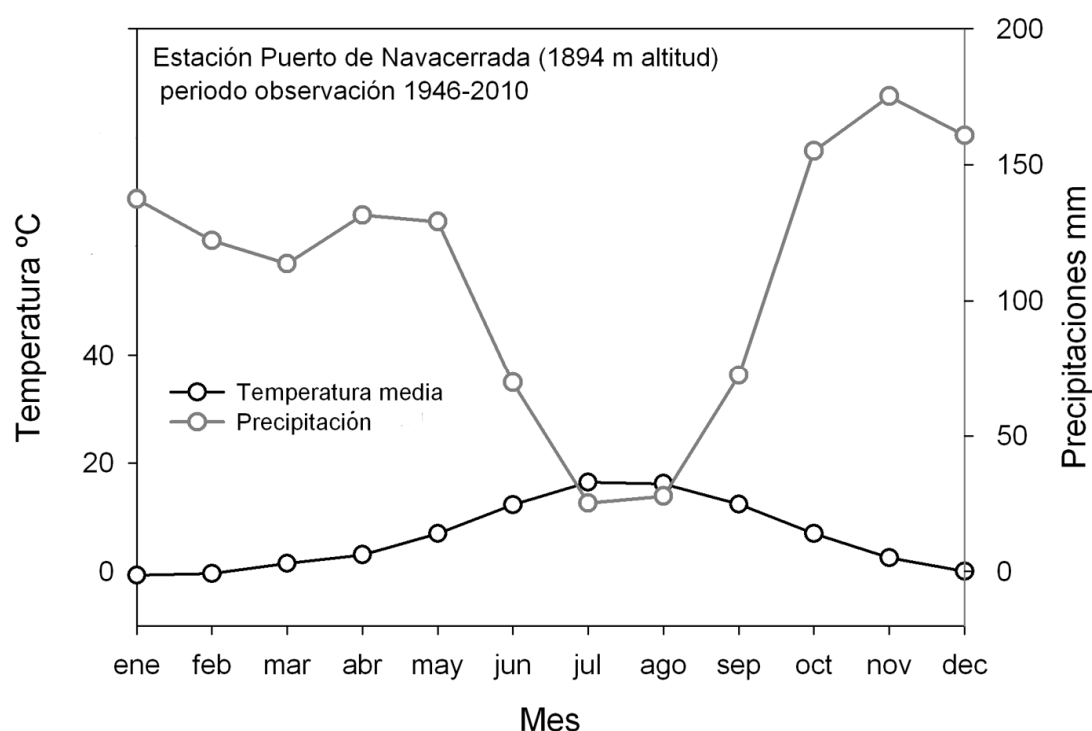


Figura 1.8. Curvas de temperatura y precipitaciones de la estación meteorológica situada en el Puerto de Navacerra (Sierra de Guadarrama).

Vegetación

Las comunidades vegetales del área de estudio están constituidas por una flora fundamentalmente acidófila y que refleja influencias biogeográficas atlánticas y mediterráneas. Sin embargo existen diferencias florísticas entre las sierras de Gredos y Guadarrama por lo que se incluyen en sectores corológicos diferentes (Sector Bejarano-Gredense y Sector Guadarrámico, respectivamente). En la Sierra de Guadarrama el límite de árbol se localiza entre los 1.900 y 2.000 m. En la Sierra de Gredos la vegetación forestal ha sido fuertemente alterada debido al pastoreo y el fuego (López-Merino et al. 2009) y las comunidades arbustivas de sustitución han sido favorecidas, por lo que es difícil reconocer en el paisaje vegetal una línea

de límite de árbol determinado por condiciones climáticas. Por este motivo empleamos para la descripción de la vegetación del área de estudio los pisos bioclimáticos definidos por Rivas Martínez (1987). Una descripción más exhaustiva de la que hacemos a continuación puede encontrarse en las siguientes obras: (Rivas-Martínez 1963; Rivas-Martínez et al. 1990; Fernández-González 1991; Sardinero 2004). El nombre completo de las especies, incluyendo los autores, puede ser consultado en los anexos de los Capítulos 2 y 3.

En el piso oromediterráneo que incluye áreas entre 1.800 a 2.200 m de altitud la vegetación está dominada por formaciones arbustivas de enebros (*Avenello ibericae-Juniperetum nanae* Rivas-Martínez et al. 2002) y piorno serrano (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* R. Tx et Oberdofer 1958 corr. Rivas-Mart. 1963) en la Sierra de Guadarrama (Figura 1.9) y de piornales de piorno serrano y cambriones (*Cytiso oromediterranei-Echinopartetum barnadesii* Rivas-Martínez 1963) en la Sierra de Gredos (Figura 1.10). En los claros de estas comunidades se desarrollan pastos dominados por *Deschampsia flexuosa* y, en la sierra de Guadarrama también es abundante *Festuca curvifolia*.

En el piso crioromediterráneo, que ocupa las zonas más altas por encima de 2.200-2.300 m de altitud, en lugares expuestos donde la cobertura de nieve es intermitente durante el invierno y se derrite pronto en primavera, la vegetación potencial son los pastos psicroxerófilos (psicro = frío y xero = seco) de *Hieracio myriadeni-Festucetum curvifoliae* Rivas-Martínez et al. 1964 y *Agrostio rupestri-Minuartetum recurvae* Rivas-Martínez 1963 (= *Sileno-Jasionetum centralis* Luceño y Vargas 1986) en la Sierra de Guadarrama y en la Sierra de Gredos, respectivamente. Estas comunidades crioromediterráneas también reciben el nombre de pastos amacollados porque están formadas por especies de gramíneas perennes cespitosas y por plantas leñosas de baja estatura y porte almohadillado o reptante. La vegetación es rala y frecuentemente se dispone en pequeños parches de vegetación (Gavilán et al. 2002; Escudero et al. 2004) que en ocasiones pueden adquirir formas muy características como las gradillas o guirnalda que forma *Festuca curvifolia* (Figura 1.11). En la Sierra de Guadarrama la fisionomía de estas comunidades es la de un pasto ralo. En la Sierra de Gredos los parches de vegetación están dominados por especies leñosas y almohadilladas, y las especies gramíneas suelen ocupar de forma dispersa los espacios entre parches. En el verano estos pastos amacollados se agostan y permanecen secos durante parte del verano (Figura 1.12). Estas comunidades son ricas en oroendemismos mediterráneos algunas de ellos exclusivos del Sistema Central como *Dianthus gredensis*, *Erysimum penyalrensis*, *Armeria ceaspitosa* o *A. biguerrensis*. Otro conjunto singular en estos pastos son especies endémicas de las montañas ibéricas como *Festuca curvifolia*, *Luzula hispanica*, *Senecio boissieri* o *Sedum candollei*. Por último en estas comunidades encontramos también especies con su óptimo en montañas templadas como *Phyteuma hemisphaerica*, algunas de las cuales alcanzan en estas montañas su límite meridional como *Silene ciliata* o *Minuartia recurva*.

En ambos pisos bioclimáticos, en aquellos lugares con mayor humedad edáfica, se desarrollan comunidades de cervuno (*Nardus stricta*) que constituyen pastos densos y compactos en las zonas más bajas. En las zonas más altas se asocian a coberturas de nieve algo más prolongadas y se conocen como cervunales quionófilos (afinidad por la nieve), en los que es frecuente encontrar otras especies higrófilas (afinidad por la humedad) como *Festuca iberica* o *Campanula herminii*, que dan el nombre fitosociológico de la comunidad *Campanulo herminii-Festucetum ibericae* Rivas-Martínez 1964.

Existen evidencias de cambio en la vegetación de estas áreas, en particular en la Sierra de Guadarrama se ha detectado en los últimos 50 años un incremento de la vegetación arbustiva de alta montaña (matorralización) en consonancia con un aumento de las temperaturas y la disminución en la duración de la cobertura de nieve (Muñoz y García-Romero 2004; Sáenz-Elorza et al. 2003; García-Romero y Muñoz 2010).



Figura 1.9. Piornales y enebrales en la Sierra de Guadarrama 2.100 m de altitud.



Figura 1.10. Piornal con *Echinopartium barnadesii* en la Sierra de Gredos, 2.200 m de altitud.



Figura 1.11. Pastos piscroterófilo de *Festuca curvifolia* con aspecto característico en graderío en la Sierra de Guadarrama, 2.300 m de altitud.



Figura 1.12. Aspecto de la vegetación a mediados de junio (imagen izquierda) y a comienzos de septiembre (imagen derecha) en la Sierra de Guadarrama. Vista de la Bola del Mundo (2.200 m de altitud) desde la Maliciosa.

La perturbación antrópica de estas áreas ha estado tradicionalmente vinculada a un aprovechamiento extensivo por pastoreo en los meses de verano. Los cervunales constituyen las comunidades de interés pascícola más importantes de estas áreas y son pastados actualmente por ganado vacuno de razas autóctonas (San Miguel 2001). Los pastos de *Festuca curvifolia* o jogolares, a pesar de su baja productividad y su baja palatabilidad, también han constituido una fuente de alimento para el ganado, que tradicionalmente se han pastoreado por ovino (San Miguel 2001). Existen además poblaciones de cabra montesa (*Capra pyrenaica* Schinz), más importantes en la Sierra de Gredos, que en verano se alimenta principalmente en los pastos de cervuno y en los piornales. En los últimos años han aumentado el uso de estas áreas para la práctica de deportes de invierno y senderismo. En el caso de la Sierra de Guadarrama ha supuesto un aumento de las instalaciones para el esquí y la destrucción de la vegetación de piornal en las nuevas áreas dedicadas a esta actividad. Por su singularidad florística y ecológica y su reducida extensión, todas estas comunidades vegetales se encuentran recogidas en la Directiva Hábitat de la Unión Europea (Directiva 92/43/CEE).

2. Objetivos

Objetivos

El objetivo general de esta memoria doctoral ha sido profundizar en el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña en el Sistema Central. Este objetivo general se trabajó en dos niveles de organización: i) comunidades vegetales, al que se han dedicado los capítulos 2 y 3; y ii) sistema suelo-planta, en el que se integra la relación entre los factores climáticos, la comunidad vegetal y el sistema edáfico, al que se han dedicado los capítulos 4 y 5. En el primer nivel de organización estudiamos la estructura de la comunidad vegetal y las estrategias ecológicas dentro de la comunidad vegetal. A través del segundo nivel de organización pudimos abordar el funcionamiento de estos ecosistemas y en particular cambios temporales y altitudinales en el ciclo del C. Del planteamiento de estas cuestiones esperábamos obtener información relevante para valorar la vulnerabilidad frente al cambio global de estas comunidades y las posibles consecuencias del cambio global en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña mediterránea.

Los objetivos específicos que nos planteamos fueron los siguientes:

- Identificar y cuantificar el peso de los factores ambientales que determinan la diversidad vegetal y la composición de las comunidades de pastos de alta montaña en el Sistema Central (Capítulos 2 y 3).
- Caracterizar la estructura espacial de estas comunidades vegetales (Capítulo 2).
- Evaluar la importancia de las asociaciones positivas y negativas entre especies e identificar aquellas especies que más frecuentemente participan en estas asociaciones en los pastos de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 2).
- Caracterizar la diversidad funcional de las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 3).
- Detectar las relaciones entre la variabilidad ambiental y la composición funcional de las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 3).
- Estudiar las estrategias funcionales de las plantas de estas comunidades (Capítulo 3).

- Evaluar la importancia de las condiciones térmicas y la disponibilidad de agua como factores limitantes para las especies vegetales de estas comunidades vegetales (Capítulo 3).
- Estudiar el efecto de la sequía estival en la dinámica de C en relación con cambios temporales en las comunidades microbianas del suelo y cambios en la biomasa área y subterránea de pastos de *Festuca curvifolia* durante el periodo vegetativo (Capítulo 4).
- Estudiar los efectos del incremento de temperatura y de la disponibilidad de una fuente de C fácilmente asimilable en la descomposición de la materia orgánica del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en ecosistemas de pastos de alta montaña del Sistema Central (Capítulo 5).
- Estudiar los efectos de la vegetación en la descomposición de la materia orgánica del suelo comparando las diferencias entre pastizales de *Festuca curvifolia* y comunidades arbustivas de *Cytisus oromediterraneus* (Capítulo 5).

3. Conclusiones y perspectivas

Conclusiones y perspectivas

Conclusiones

- Las variables ambientales determinantes de la composición florística y funcional en las comunidades vegetales de alta montaña del Sistema Central fueron variables climáticas relacionadas con las condiciones térmicas de primavera y verano, la humedad estival del suelo y la duración de la cobertura nival; variables edáficas como el contenido en N y el pH de los suelos y finalmente la intensidad de la perturbación por herbívoros.
- En la Sierra de Guadarrama las situaciones de mayor complejidad estructural y heterogeneidad espacial de los pastos psicroxerófilos de *Festuca curvifolia* parecen estar relacionadas con una mayor heterogeneidad ambiental determinada por condiciones de mayor rigurosidad climática y por perturbación por herbívoros.
- La frecuente distribución agregada de algunas de las especies vasculares podría estar relacionada con interacciones positivas. Estas especies difieren en biotipo, dispersión, tipo de crecimiento y requerimientos ecológicos, pero todas ellas participan en asociaciones positivas, siendo éstas más frecuentes que las asociaciones negativas, en todas las exposiciones. Por otro lado la frecuente asociación en el espacio, que hemos detectado entre especies de criptógamas podría deberse a que compartan un mismo microhábitat.
- Las variaciones en la composición funcional de las comunidades vegetales estudiadas se relaciona con la variabilidad ambiental. En los lugares más fríos y con suelos menos desarrollados las plantas suelen mostrar una combinación de caracteres funcionales indicativos de una adquisición de recursos lenta, mientras que en los lugares más cálidos, con suelos más desarrollados y frecuentemente más secos en verano las plantas suelen mostrar una combinación de caracteres funcionales indicativos de una adquisición de recursos relativamente más rápida. Las especies que habitan los lugares más secos en verano con frecuencia tienen semillas más grandes y reproducción vegetativa. Ambos caracteres pueden estar relacionados con estrategias funcionales que maximicen establecimiento y persistencia frente a la sequía estival.
- Las diferentes composiciones funcionales identificadas con relación a la variabilidad ambiental sugieren que en los pastos psicroxerófilos de la alta montaña mediterránea las temperaturas bajas durante el periodo vegetativo, pueden ser el principal factor limitante para la adquisición de recursos para las plantas, mientras que la sequía estival puede ser el principal factor limitante para su establecimiento.

- La sequía estival durante el verano determina diferencias funcionales en el ciclo del C en los pastos de alta montaña mediterránea en comparación a lo anteriormente descrito en ecosistemas de alta montaña templada. En el área de estudio la comunidad microbiana del suelo es resistente a la sequía y es probable que desempeñe un papel en la conservación del carbono del suelo durante el periodo de sequía estival.
- Durante el verano la sensibilidad a la temperatura de la descomposición de la materia orgánica es mayor en aquellos suelos más fríos. Una menor temperatura del suelo puede estar condicionada por el incremento altitudinal o por la presencia de un dosel arbustivo que sombrea el suelo durante el verano.
- Los piornales de *Cytisus oromediterraneus* determinan cambios en las condiciones microclimáticas del suelo, una mayor sensibilidad a la temperatura de la descomposición de la materia orgánica, mayores contenidos de las diferentes formas de C orgánico medidas (i.e. SOC, DOC, C microbiano) y una menor disponibilidad de C para la actividad microbiana que en los suelos de pasto de *Festuca curvifolia*.

Perspectivas frente al cambio global

- Actualmente en la Sierra de Guadarrama las especies orófilas ya ocupan las situaciones más expuestas y frías en las cimas estudiadas, por lo que la capacidad de las cimas más elevadas para albergar nuevos microclimas ante un cambio de las condiciones climáticas puede ser limitada.
- Por sus estrategias funcionales es esperable que aquellas especies potencialmente más vulnerables al calentamiento global sean las especies de morfología almohadilladas (caméfitos pulviniformes) y otras especies leñosas con hojas pequeñas, que actualmente ocupan los lugares más fríos. Estas especies representan uno de los conjuntos más originales de la flora de alta montaña en el Sistema Central. Su lento crecimiento, falta de reproducción vegetativa y su preferencia por suelos poco desarrollados y pobres en nutrientes hace que estas especies sean también especialmente vulnerables a las perturbaciones por herbívoros.
- Futuras variaciones en los patrones de precipitación en ecosistemas de alta montaña mediterránea podrían alterar la dinámica estacional de las comunidades microbianas y por tanto la disponibilidad y conservación de formas lábiles de C y nutrientes en el suelo, lo que finalmente podría tener efectos en la productividad de estos ecosistemas.

- Un incremento de las temperaturas en el área de estudio puede acelerar a corto plazo la descomposición de la materia orgánica especialmente en los suelos situados a mayor altitud ya que estos son más sensibles al aumento de la temperatura.
- El ciclo del C puede ser alterado en el área de estudio si el aumento de las temperaturas a largo plazo conlleva una progresiva colonización de las comunidades de pastos por comunidades arbustivas de piorno.

4. Referencias

Referencias

- Aguiar MR, Sala OE. 1994. Competition, Facilitation, Seed Distribution and the Origin of Patches in a Patagonia Steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aguiar MR, Sala OE. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 273-277.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. *Rangeland Ecology & Management* 59:648-654.
- Arroyo MTK, Cavieres LA, Peñaloza A, Arroyo-Kalin MA. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology* 169: 121-129.
- Badano EI, Molina-Montenegro MA, Quiroz C, Cavieres LA. 2002. Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 757-765.
- Bardgett RD, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 634-641.
- Beniston M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic Change* 59: 5-31.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Billings WD, Bliss LC. 1959. An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology* 40: 388-397.
- Björk RG, Molau U. 2007. Ecology of Alpine Snowbeds and the Impact of Global Change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 34-43.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453-459.
- Brooks PD, Williams MW. 1999. Snowpack controls on nitrogen cycling and export in seasonally snow-covered catchments. *Hydrological Processes* 13: 2177-2190.
- Brooker RW. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271-284.
- Browman DL. 1990. High altitude camelid pastoralism the Andes. In: Galaty JG and Johnson LC, eds. *The world of pastoralism: herding systems in comparative perspective*. Guildford Press, New York: 323-353
- Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes JA, Oskanen L, Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17: 37-46.
- Callaway RM, Kikodze D, Chiboshvili M, Khetsuriani L. 2005. Unpalatable Plants Protect Neighbors from Grazing and Increase Plant Community Diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.
- Cavieres LM, Arroyo MTK, Peñaloza A, Molina-Montenegro M, Torres C. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13: 547-554.
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gomez-Gonzalez S, Molina-Montenegro MA. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59-69.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S,

- Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.
- Collantes F. 2009. The Demise of European Mountain Pastoralism: Spain 1500-2000. *Nomadic Peoples* 13: 124-145.
- Cornelissen JHC, Perez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cénrabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Austral Journal of Botany* 51: 335-380.
- Davidson EA, Janssens IA. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440: 165-172.
- del Río S, Herrero L, Fraile R, Penas A. 2011. Spatial distribution of recent rainfall trends in Spain (1961–2006). *International Journal of Climatology* 31: 656-667.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre SUE, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang WEI, Clark H, Campbell BD. 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Dolph GE, Dilcher DL. 1980. Variation in Leaf Size with Respect to Climate in Costa Rica. *Biotropica* 12: 91-99.
- Dorado M. 2002. El medio físico de las Sierras de Gredos. La historia geológica. En: Corrales L (coord.) *Recursos Naturales de las Sierras de Gredos*. Diputación Provincial de Ávila e Instituto Gran Duque de Alba, Ávila.
- Edwards AC, Scalenghe R, Freppaz M. 2007. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: A review. *Quaternary International* 162-163: 172-181.
- Engler R, Randin CF, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann NE, Araújo MB, Pearman PB, Le Lay G, Piedallu C, Albert CH, Choler P, Coldea G, De Lamo X, Dirnböck T, Gégout J-C, Gómez-García D, Grytnes J-A, Heegaard E, Høistad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Puskas M, Sebastiá M-T, Stanisci A, Theurillat J-P, Trivedi MR, Vittoz P, Guisan A. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17: 2330-2341.
- Escudero A, Giménez-Benavides L, Iriondo JM, Rubio A. 2004. Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 518-527.
- Feeley KJ, Silman MR, Bush MB, Farfan W, Cabrera KG, Malhi Y, Meir P, Revilla NS, Quisíyupanqui MNR, Saatchi S. 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38: 783-791.
- Fernández-González F. 1992. Vegetación del valle del Paular. *Lazaroa* 12: 153-272.
- Fisk MC, Schmidt SK, Seastedt TR. 1998. Topographic patterns of above-and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. *Ecology* 79: 2253-2266.
- García-Camacho R, Escudero A. 2008. Reproduction of an early-flowering Mediterranean mountain narrow endemic (*Armeria caespitosa*) in a contracting mountain island. *Plant Biology* 11: 515-

- 524.
- García Romero A, Muñoz Jiménez J. 2010. Modificaciones recientes de la cubierta nival y evolución de la vegetación supraforestal en la Sierra de Guadarrama, España: el Puerto de los Neveros. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 36: 109-143.
- Gates DM. 1980. *Biophysical ecology*. Springer, New York.
- Gavilán RG, Sánchez-Mata D, Escudero A, Rubio A. 2002. Spatial structure and interspecific interactions in Mediterranean high mountain vegetation (Sistema Central, Spain). *Israel Journal of Plant Sciences* 50: 217-228.
- Gil Montero R, Mathieu J, Singh C. 2009. Mountain Pastoralism 1500-2000: An Introduction. *Nomadic Peoples* 13: 1-16.
- Giménez Benavides L. 2006. Cambio climático en la alta montaña mediterránea. Ecología reproductiva, potencial adaptativo y viabilidad poblacional de *Silene ciliata*. Tesis Doctoral. Departamento de Matemáticas y Física Aplicadas y Ciencias de la Naturaleza Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, Madrid.
- Giménez Benavides L, Escudero A, Iriondo JM. 2007. Reproductive limits of a late-melting high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist* 173: 367-382.
- Gitay H, Brown S, Easterling W, Jallow B. 2001: Ecosystems and their goods and services. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS. Eds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gottfried M, Pauli H, Futschik A, Akhalkatsi M, Barancok P, Benito Alonso JL, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Fernandez Calzado MR, Kazakis G, Krajci J, Larsson P, Mallaun M, Michelsen O, Moiseev D, Moiseev P, Molau U, Merzouki A, Nagy L, Nakhutsrishvili G, Pedersen B, Pelino G, Puscas M, Rossi G, Stanisci A, Theurillat J-P, Tomaselli M, Villar L, Vittoz P, Vogiatzakis I, and Grabherr G. 2012 Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- Granados I, Toro M. 2000. Recent warming in a high mountain lake (Laguna Cimera, Central Spain) inferred by means of fossil chironomids. *Journal of Limnology* 59: 109-119.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2nd edn. John Wiley and Sons, Chichester.
- Gruber N, Galloway JN. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451: 293-296.
- Halstead P. 1987. Traditional and Ancient Rural Economy in Mediterranean Europe: Plus Ça Change? *The Journal of Hellenic Studies* 107: 77-87.
- Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology* 71: 478-491.
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56-61.
- Huntley B. 1991. How Plants Respond to Climate Change: Migration Rates, Individualism and the Consequences for Plant Communities. 15-22.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the scientific basis. Synthesis report. Contributions of Working Groups I, II, and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate

- Change. IPCC. Ginebra.
- Kates RW, Turner PL, Clark WC. 1990. The great transformation. In: Turner PL, Clarck WC, Kates RW, Richards JF, Mathews JT and Meyer WB, eds. *The earth as transformed by human action*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kikvidze Z, Pugnaire FI, Brooker RW, Choler P, Lortie CJ, Michalet R, Callaway RM. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology* 86: 1395-1400.
- Klanderud K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology* 93: 127-137.
- Körner C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology in high mountain ecosystems*. 2nd ed Springer, Berlin.
- Körner C, Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 42: 25-57.
- Kudo G, Ito K. 1992. Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Plant Ecology* 98: 165-174.
- Kullman L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90: 68-77.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison S, McIntyre S, Pausas J, Pérez-Harguindeguy N, Roument C, Urcelay C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Canadell J, Pataki D and Pitelka LF, eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Berlin, Heildelberg.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM. 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen desposition gradient in Alaska. *Ecology* 83: 104-115.
- Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK. 2002. Changes in Soil Microbial Community Structure and Function in an Alpine Dry Meadow Following Spring Snow Melt. *Microbial Ecology* 43: 307-314.
- Lipson DA. 2007. Relationships between temperature responses and bacterial community structure along seasonal and altitudinal gradients. *Microbial Ecology* 59: 418-427.
- Loison A, Toigo C, Gaillard JM. 2003. Large herbivores in European alpine ecosystems: current status and challenges for the future. In: Nagy L, Grabherr G, Körner C and Thompson DBA, eds. *Alpine Biodiversity in Europe*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- López-Merino L, López-Sáez JA, Alba-Sánchez F, Pérez-Díaz S, Carrión JS. 2009. 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158: 42-51.
- Löffler J. 2005. Snow cover dynamics, soil moisture variability and vegetation ecology in high mountain catchments of central Norway. *Hydrological Processes* 19: 2385-2405.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Mariotti A, Zeng N, Yoon J-H, Artale V, Navarra A, Alpert P, Laurent ZXL. 2008. Mediterranean water cycle changes: transition to drier 21st century conditions in observations and CMIP3 simulations. *Environmental Research Letters* 3: 044001.
- Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. 2002. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Science*

- 298: 2173-2176.
- Moles AT, Westoby M. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.
- Moles AT, Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Muñoz J, Palacios D, de Marcos J. 1995. The influence of the geomorphologic heritage on present slope dynamics. The Gredos Cirque, Spain. *Pirineos* 145-146: 35-63.
- Muñoz J, García-Romero A. 2004. Modificaciones climáticas y evolución de la cubierta vegetal en las áreas culminantes de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central Español) durante la segunda mitad del siglo XX: las altas cuencas del Ventisquero de la Condesa y de Valdemartín. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 30: 117-149.
- Nagy L, Grabherr G. 2009. *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press, Oxford.
- Navarro T, El Oualidi J, Taleb M, Pascual V, Cabezudo B, Milla R. 2010. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas. *Plant Ecology* 210: 275-290.
- Nemergut DR, Costello EK, Meyer AF, Pescador MY, Weintraub MN, Schmidt SK. 2005. Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities. *Research in Microbiology* 156: 775-784.
- Niinemets U, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F. 2007. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany* 100: 283-303.
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Errea MP, Martínez-Rica JP. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17: 420-428.
- Olsen CS, Larsen HO. 2003. Alpine medical plant trade and Himalayan mountain livelihood strategies. *Geography Journal* 169: 243-254.
- Ozenda P. 2002. *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Luasanne.
- Palacios D, Andrés N, Luengo E. 2003. Distribution and effectiveness of nivation in Mediterranean mountains: Peñalara (Spain). *Geomorphology* 54: 157-178.
- Parkhurst DF, and Loucks OL. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37: 637-669.
- Parolo G, Rossi G. 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology* 9: 100-107.
- Pauli H, Gottfried M, Hohenwallner D, Reiter K, Casale R, Grabherr G. 2004. *The GLORIA field manual – Multi-Summit approach*. European Commission, Luxembourg
- Pauli H, Gottfried M, Reiter K, Klettner C, Grabherr G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147-156.
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Alonso JLB, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Calzado RF, Ghosn D, Holten JJ, Kanka R, Kazakis G, Kollár J, Larsson P, Moiseev P, Moiseev D, Molau U, Mesa JM, Nagy L, Pelino G, Puscas M, Rossi G, Stanisci A, Syverhuset AO, Theurillat J-P, Tomaselli M, Unterluggauer P, Villar L, Vittoz P, Grabherr G.

2012. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336: 353-355.
- Raunkier C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon, London.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999. Generality of Leaf Trait Relationships: A Test across Six Biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, Ourcival JM, Rambal S, Dore S, Valentini R. 2002. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16: 27-39.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, De Parri I, Jarvis PG, Valentini R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8: 851-866.
- Rivas-Martínez S. 1987. *Mapa de las series de vegetación de España (escala 1:400.000)*. Madrid: ICONA.
- Rivas-Martínez S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico Cavanilles* 21: 5-330.
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Sanchez-Mata D, Pizarro Jm. 1990. Vegetación de la Sierra de Guadarrama. *Itinera Geobotánica* 4:3-132
- Ruiz D, Moreno HA, Gutiérrez ME, Zapata PA. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of The Total Environment* 398: 122-132.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. 1770-1774.
- San Miguel A. 2001. *Pastos naturales españoles. Caracterización, aprovechamiento y posibilidades de mejora*. Fundación Conde del Valle Salazar. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Sáenz-Elorza M, Dana ED, González A, Sobrino E. 2003. Changes in the High-Mountain Vegetation of the Central Iberian Peninsula as a Probable Sign of Global Warming. *Annals of Botany* 92: 273-280.
- Sardinero S. 2004. Flora y vegetación del macizo occidental de la Sierra de Gredos (Sistema Central, España). *Guineana* 10: 15-436.
- Schimel DS. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 77-91.
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhard M, Ewert F, Glendining M, House JI, Kankaanpää S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabaté S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B. 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. 1333-1337.
- Seabloom EW, Bjornstad ON, Bolker BM, Reichman OJ. 2005. Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs* 75: 199-214.
- Shipley B, Vile D, Garnier E, Wright IJ, Poorter H. 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* 19: 602-615.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535-541.

- Spehn E, Körner C. 2005. A global assessment of mountain biodiversity and its function. In: Huber UM, Bugmann HKM and Reasoner MA, eds. *Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge*. Springer-Verlag, Berlin. 393-400.
- Spiegelberger T, Hegg O, Matthies D, Hedlund K, Schaffner U. 2006. Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland. *Ecology* 87: 1939-1944.
- Strasburger E, Noll F, Schenck H, Schimper AFW. 1994. *Tratado de Botánica 8ª edición castellana*. Omega, Barcelona.
- Theurillat J-P, Guisan A. 2001. Impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* 50: 77-109.
- Tilman D. 1987. Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs* 57: 189-214.
- Tilman D, Kareiva P (eds). 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Väre H, Lampinen R, Humphries C, Williams P. 2003. Taxonomic diversity of vascular plants in the European alpine areas. In: Nagy L, G. Grabherr, C. Koerner & D.B.A. Thompson (eds.), ed. *Alpine Biodiversity in Europe: A Europe-wide Assessment of Biological Richness and Change*. Springer-Verlag, Berlin. 133-148.
- Vitousek PM. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1862-1876.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737-750.
- Walker MD, Gould WA, Chapin III FS. 2001. Scenarios of biodiversity changes in arctic and alpine tundra. . In: Chapin III FS, Sala EO and Huber-Sannwald, eds. *Global Biodiversity in a Changing Environment*. Springer, Heidelberg, Berlin, New York. 83-100.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Walther GR, Beissner S, Burga CA. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- Wardle DA. 1998. Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: A global-scale synthesis. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1627-1637.
- Wardle P, Coleman MC. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten, WH, Wall, DH. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Welling P, Tolvanen A, Laine K. 2005. Plant traits: Their role in the regeneration of alpine plant communities in sub-arctic Finland. *Journal of Vegetation Science* 16: 183-190.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 125.
- Wikberg S, Mucina L. 2002. Spatial variation in vegetation and abiotic factors related to the occurrence of a ring-forming sedge. *Journal of Vegetation Science* 13: 677.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 1999. Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as

- Alternative Predictors of Plant Strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.
- Wright IJ, Cannon K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359.